CAB INTERNATIONAL
MYCOLOGICAL INSTITUTE
LIBRARY
IMI \ Books / MEL

IMPERIAL BUREAU
11 APR. 1930
OF MYCOLOGY

Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza

Eine ökologisch-physiologische Studie

Von

Elias Melin

Stockholm

IMPERIAL BUREAU OF MYCOLOGY 10 SEP 1926

Mit 48 Abbildungen im Text

Druckkostenbeitrag aus „Längmanska Kulturfonden"

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1925

Alle Rechte vorbehalten

Vorwort.

In vorliegender Abhandlung sind die Ergebnisse meiner experimentellen Untersuchungen über die Physiologie der Baummykorrhiza niedergelegt. Dem Arbeitsplane gemäß führte ich Kulturversuche (Reinkulturen) mit den höheren und niedrigeren Symbionten getrennt und mit beiden zusammen aus. Als Versuchsobjekte dienten hauptsächlich *Pinus silvestris*, *P. montana*, *Picea Abies* und deren Pilzsymbionten. Die ersterwähnten Arten eignen sich gut zu langen Kulturen unter sterilen Verhältnissen, da sie sich leicht in geschlossenen Kolben kultivieren lassen. Außerdem wurden einige Versuche mit *Larix europaea* unternommen.

Dagegen wurden mit Laubbäumen keine Versuche angestellt, die die Frage der Bedeutung der Mykorrhiza direkt illustrieren könnten. Da aber viele Kiefern- und Fichtenpilze auch bei Laubbäumen Mykorrhizabildner sind, dürften sich die Schlußfolgerungen auch auf diese ausdehnen lassen.

Bei meinen Arbeiten leisteten mir cand. phil. Frau Karin Knutson, die die chemischen Analysen ausführte, und stud. phil. Fräulein Karin Helleberg, die die quantitativen Enzymuntersuchungen vornahm, eine wertvolle Hilfe. Ich danke diesen beiden Mitarbeiterinnen aufs beste.

Während meiner ersten Versuche zur Isolierung der Pilzsymbionten der Nadelbaummykorrhiza im Herbste 1917 stand mir mein Freund Dr. phil. Widar Brenner, Helsingfors, mit Rat und Tat zur Seite. Wenn es mir auch bei diesen Versuchen nicht gelang, die eigentlichen Symbionten in Kulturen zu erhalten, so waren diese Arbeiten für mich doch sehr lehrreich. Ich bitte Dr. Brenner, meinen herzlichen Dank zu empfangen.

Zum Abschluße dieser Arbeit erhielt ich weitere Beiträge aus „Fonden för skogsvetenskaplig forskning“. Aus „Längmanska Kulturfonden“ erhielt ich einen Druckkostenbeitrag. Ich bitte, diesen beiden Instituten danken zu dürfen.

Stockholm, Forstliche Hochschule, Mykologisches Laboratorium, im Mai 1925.

Elias Melin.

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/untersuchungenub0000elia

Inhaltsübersicht.

	Seite
Vorwort	III
I. Unsere gegenwärtigen Kenntnisse über die Natur der Wurzelpilze von Bäumen	1
1. Die Ergebnisse früherer Untersuchungen	1
2. Neue Versuche mit Kiefer und Fichte	2
a) *Pinus silvestris*	2
b) *Picea Abies*	3
3. Zusammenfassung der Resultate	6
II. Die Wurzelpilze in Reinkultur	9
1. Die allgemeine Wachstumsfähigkeit	9
2. Der Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration	14
a) Wirkung auf die eigentlichen Mykorrhizapilze	15
b) Wirkung auf *Rhizoctonia silvestris* und *M. R. atrovirens*	17
c) Erörterung	17
3. Der Einfluß der Phosphatide auf die Wurzelpilze	19
a) Wirkung auf die eigentlichen Mykorrhizapilze	21
b) Wirkung auf *Rhizoctonia silvestris* und *M. R. atrovirens*	24
c) Wirkung auf *Mucor Ramannianus*	25
d) Die bei Zimmertemperatur und die bei ca. 30 ° C abgegebenen Phosphatide	25
e) Sind die Phosphatide direkte Nährstoffe der Pilze?	26
4. Das Verhalten zu verschiedenen Stickstoffquellen	31
a) Assimilieren die Pilze den freien Stickstoff der Luft?	31
b) Das Verhalten zu anorganischen und organischen Stickstoffverbindungen	32
c) Die Aktivität von proteolytischen und verwandten Enzymen einiger als Mykorrhizapilze bekannten Hymenomyzeten	38
5. Das Verhalten zu verschiedenen Kohlenstoffquellen	44
6. Das Verhalten zu Humus und Humusextrakten	46
7. Das Verhalten zur Temperatur	47
III. Die Pflänzchen in Reinkultur	49
1. Kulturmethode	49
2. Die Bestimmung des Stickstoffgehaltes der Pflänzchen	51
3. Das Verhalten zu verschiedenen Stickstoffquellen	52
4. Die Entwicklung der Wurzeln	59
5. Das Verhalten der Pflänzchen zur Wasserstoffionenkonzentration	62
6. Zusammenfassung	64

Seite

IV. Pflänzchen und Pilz in Reinkultur 65
1. Die Mykorrhiza als nahrungsaufnehmendes Organ für den höheren Symbionten 66
a) Kann die Mykorrhiza in Reinkulturen den freien Luftstickstoff assimilieren? 66
Die Ansichten P. E. MÜLLERS und MÖLLERS über die Stickstoffbindung 66
Meine eigenen Kulturversuche 69
b) Das Verhalten der Mykorrhiza zu anorganischen und organischen Stickstoffverbindungen 73
Frühere Ansichten 73
Meine eigenen Kulturversuche 76
c) Das Verhalten der Mykorrhizen zu anderen anorganischen Salzen 86
d) Die Entwicklung der Wurzeln und Mykorrhizen 86
e) Das Verhalten der Mykorrhizen zur Wasserstoffionenkonzentration 88
2. Die Mykorrhiza als ein für den höheren Symbionten schädliches Gebilde 89
a) Versuche 89
Nukleinsäure als Stickstoffquelle. *Pinus silvestris* und *M. R. silvestris γ* 90
Pepton als Stickstoffquelle. *Picea Abies* und *M. R. Abietis* . . 91
b) Erörterung 92
3. Die Mykorrhizasymbiose in Reinkulturen 93
4. Zusammenfassung 95

V. Schlußfolgerungen bezüglich der Nadelbaummykorrhiza in der Natur . 96
1. Die Bedingungen der Mykorrhizabildung in der Natur 96
a) Die Wasserstoffionenkonzentration des Bodens 96
b) Die Beschaffenheit des Nahrungskapitals des Bodens 99
c) Hemmende Stoffe 100
2. Die Mykorrhiza als nahrungsaufnehmendes Organ für den höheren Symbionten in der Natur 101
a) Mykorrhizen in Rohhumusböden und verwandten Typen 102
b) Die Mullböden 109
3. Assimilieren die Mykorrhizen der Nadelbäume in der Natur den freien Luftstickstoff? 111
4. Können die Mykorrhizapilze in der Natur einseitig parasitisch werden? 113
5. Die Bedeutung der Mykorrhizabildung für die Pilzsymbionten . . 115
6. Die Entstehung der Mykorrhizasymbiose 118

Schlußwort 119

Tabellen 121

Literaturverzeichnis 147

I. Unsere gegenwärtigen Kenntnisse über die Natur der Wurzelpilze von Bäumen.

1. Die Ergebnisse früherer Untersuchungen.

Es ist in früheren Arbeiten gezeigt worden, daß die eigentlichen Mykorrhizapilze — wenigstens hauptsächlich — unter den Hymenomyzeten zu suchen sind. Unter diesen sind durch bereits mitgeteilte Untersuchungen folgende Arten experimentell als Pilzsymbionten festgestellt worden:

Boletus badius Fr., bei *Pinus silvestris* (Melin 1923 a).
„ *edulis* Bull., bei Birke (Melin 1923 b).
„ *elegans* Schum., bei *Larix europaea* und *L. occidentalis* (Melin 1922, 1925; Hammarlund 1923).
„ *granulatus* L., bei *P. silvestris* und *P. montana* (Melin 1923 a, 1924 b).
„ *luteus* L., bei *P. silvestris, P. montana, Larix europaea, L. occidentalis* und wahrscheinlich auch bei *Picea Abies* (Melin 1923 a, 1923 b, 1925).
„ *rufus* Schaeff., bei Birke und Espe (Melin 1923 b).
„ *scaber* Bull., bei Birke und Espe (Melin 1923 b).
„ *variegatus* Sw., bei *P. silvestris, P. montana, Larix europaea* (Melin 1923 a, 1924 b, 1925).
Amanita muscaria Fr., bei Birke und Lärche (Melin 1923 b, 1925).
Cortinarius camphoratus Fr., bei Lärche (Melin 1925).
„ *mucosus* Bull., bei *P. montana* (Melin 1924 b).
Lactarius deliciosus L., bei *P. montana* (Melin 1924 b).
Russula fragilis Pers., bei *P. montana* (Melin 1924 b).
Tricholoma flavobrunneum Fr., bei Birke (Melin 1923 b).
„ *virgatum* Fr., bei *P. montana* (Melin 1924 b).
„ *psammopus* Kalchbr., bei Lärche (Melin 1925).

Zu den Hymenomyzeten dürften außerdem alle aus Kiefern und Fichten isolierten eigentlichen Mykorrhizapilze gehören (*M. R. silvestris* α, β, γ, δ und *M. R. Abietis*), obgleich sich nur die Knollenpilze (*M. R. silvestris* α) ihrer Gattung nach haben bestimmen lassen, nämlich *Boletus* (Melin 1923 a). Eine Mykorrhizabildung der letzterwähnten Pilze ist bei folgenden Bäumen konstatiert worden:

M. R. silvestris α: bei Kiefer (*P. silvestris* und *P. montana*), Fichte und Lärche (Melin 1922, 1923a, 1924b).
M. R. silvestris β: bei Kiefer (*P. silvestris* und *P. montana*), Fichte und Lärche (Melin 1922, 1923a, 1924b).
M. R. silvestris γ: bei Kiefer (*P. silvestris* und *P. montana*), Fichte und Birke (Melin 1923a, 1923b, 1924b).
M. R. silvestris δ: bei Kiefer (Melin 1923a).
M. R. Abietis: bei Fichte und Kiefer (Melin 1923a).

2. Neue Versuche mit Kiefer und Fichte.

Positive Ergebnisse. Was *Pinus silvestris* und *Picea Abies* betrifft, so sind durch spätere Untersuchungen noch folgende weitere Hymenomyzeten als Mykorrhizabildner festgestellt worden:

Amanita muscaria Fr.: *Pinus silvestris* und *Picea Abies.*
Cortinarius mucosus Bull.: *P. silvestris.*
„ *balteatus* Fr.: *P. Abies.*
Lactarius deliciosus L.: *P. silvestris* und *P. Abies.*
Russula fragilis Pers.: *P. silvestris.*

Negative oder unsichere Ergebnisse. Synthesenversuche mit einer Reihe von anderen Pilzen haben unsichere oder negative Ergebnisse geliefert. Von diesen Versuchen seien hier folgende erwähnt.

a) *Pinus silvestris.*

1. *Boletus edulis* Bull.: 16 Monate nach der Impfung keine Mykorrhiza gebildet; Pilzhyphen schwach entwickelt, sind nicht in die Wurzeln eingedrungen.
2. *Boletus rufus* Schaeff.: Pilzhyphen wachsen langsam hervor, sind nach 16 Monaten nicht in die Wurzeln eingedrungen.
3. *Boletus scaber* Bull.: Mykorrhiza hat sich 16 Monate nach der Impfung noch nicht entwickelt. Die Hyphen umspinnen die Wurzeln, sind nur bei einem von den drei Versuchen eingedrungen, wobei in der Hauptwurzel intrazellulär verlaufende Hyphen zu beobachten sind. Auch ein lockerer, dünner Mantel hat sich entwickelt. In den Seitenwurzeln sind dagegen keine Hyphen zu entdecken.
4. *Cortinarius camphoratus* Fr.: Die violett gefärbten Hyphenkolonien entwickeln sich um die Pflänzchen herum ziemlich kräftig. Bei einer Untersuchung nach 12 Monaten umgeben Schnallenhyphen die Wurzeln; Mykorrhiza hat sich jedoch nicht gebildet und die Hyphen scheinen auch nicht in die Wurzeln eingedrungen zu sein.

5. *Cortinarius traganus* Fr.: 16 Monate nach der Impfung hat sich noch keine typische Mykorrhiza gebildet. Hyphen treten jedoch intrazellulär sowohl in der Hauptwurzel als in den Saugwurzeln auf. Auch ein dünner Hyphenmantel hat sich gebildet; dagegen ist kein Réseau zu beobachten.
6. *Cortinarius balteatus* Fr.: Bei Untersuchungen nach 12 Monaten umgeben die mit Schnallen versehenen Hyphen die Wurzeln und sind intrazellulär in letztere eingedrungen. Eine typische Mykorrhiza hat sich nicht gebildet.
7. *Lactarius rufus* (Scop.) Fr.: Bei Untersuchung 16 Monate nach der Impfung hat sich keine Mykorrhiza entwickelt. Der Pilz ist nur schwach gewachsen und Hyphen sind nicht in den Wurzeln zu entdecken.

b) *Picea Abies.*

1. *Boletus rufus* Schaeff.: Die Hyphen wachsen sehr schwach und haben keine Mykorrhiza gebildet.
2. *Boletus scaber* Bull.: Bei einer Untersuchung 16 Monate nach der Impfung war der Pilz sehr kräftig entwickelt und hatte zahlreiche Hyphenstränge; die Pflänzchen dagegen waren sehr schwach. Die Hyphen sind kräftig eingedrungen, namentlich in die Rindenzellen der Hauptwurzel, die teilweise ganz mit pseudoparenchymatischem Pilzgewebe ausgefüllt sind. Interzellulär lebende Pilzhyphen waren dagegen nicht zu sehen. Die Seitenwurzeln waren schwach endotroph infiziert. Mykorrhizen nicht entwickelt. Der Pilz hat den Pflänzchen gegenüber augenscheinlich eine hohe Virulenz gezeigt.
3. *Boletus variegatus* Sw.: Nach 16 Monaten waren die Hyphen mit *Boletus*-Hyphen umsponnen, die jedoch keine Hyphenstränge gebildet hatten. Pflänzchen schwach entwickelt. Die Hauptwurzeln waren sehr kräftig intrazellulär infiziert, insbesondere die unteren Teile; die Rindenzellen waren hierbei oft mit pseudoparenchymatischem Pilzgewebe gefüllt. Nicht selten war der Pilz in breite, bis zu 30 μ dicke Stränge eingedrungen, wobei er die Zellwandungen aufgelöst hatte. Um die Hauptwurzel hatte sich teilweise ein dicker Mantel gebildet. Die Seitenwurzeln waren dünn mit Hyphen umsponnen (nicht mit einem Hyphenmantel); in ihnen waren nur einzelne intrazellulär verlaufende Hyphen zu bemerken. Eine Mykorrhiza hatte sich demnach nicht entwickelt. Der Pilz war offenbar gegenüber den Pflänzchen einseitig parasitisch.

4. *Boletus badius* Fr.: Dieser verhielt sich in Reinkulturen gegenüber Fichten ganz wie die vorhergehende Art. Nach 16 Monaten waren die Rindenzellen der Hauptwurzeln großenteils mit Hyphen oder pseudoparenchymatischem Gewebe gefüllt, fleckenweise war auch ein Réseau zu finden. Die Saugwürzelchen waren schwach intrazellulär infiziert und das Hartigsche Netzwerk war nur lokal entwickelt. Ein Hyphenmantel fehlte ihnen. Mykorrhizen hatten sich also nicht gebildet. Die Virulenz des Pilzes gegenüber den Pflänzchen war sehr groß.
5. *Cortinarius camphoratus* Fr.: Bei Untersuchung 16 Monate nach der Impfung sind die Wurzeln von Hyphen umsponnen. Diese kommen außerdem einzeln intrazellulär in den Seitenwurzeln vor; zwischen den Rindenzellen sind sie dagegen nicht zu finden. Ein Hyphenmantel fehlt. Mykorrhizen vom ektendotrophen Typus haben sich demnach nicht gebildet.
6. *Cortinarius traganus* Fr.: Nach 10 Monaten haben sich keine Mykorrhizen gebildet, obgleich die mit Schnallen versehenen Hyphen die Wurzeln umspinnen. Es ist wahrscheinlich, daß sie überhaupt nicht in diese eingedrungen sind.
7. *Lactarius rufus* (Scop.) Fr.: Nach 12 Monaten war der Pilz nur schwach entwickelt und die Hyphen waren nicht in die Wurzeln eingedrungen.

Aus Synthesenversuchen mit negativem Resultat, wie den oben erwähnten, kann man nicht ohne weiteres den Schluß ziehen, daß die betreffenden Pilze auch in der Natur keine Mykorrhizapilze sind. Wie ich nämlich schon früher erwähnt habe (Melin 1923 a), hängt die Mykorrhizabildung stark von der Virulenz der Pilzsymbionten ab. Haben diese eine zu geringe oder zu kräftige Virulenz, so entwickeln sich keine normalen Mykorrhizen. Im ersteren Falle entwickeln sich die Pilzhyphen in den Wurzeln sehr schwach oder dringen überhaupt nicht in sie ein, im letzteren entwickeln sie sich in ihnen abnorm kräftig (vgl. unten). Schwach wachsende Stämme von Mykorrhizapilzen scheinen meist schwach virulent zu sein.

Bei den erwähnten Kiefernversuchen hatten sämtliche Pilze gegenüber den Wurzeln eine sehr schwache Virulenz. Ob sie bei höherer Virulenz bei Kiefer Mykorrhiza verursachen können, läßt sich demnach nicht sicher entscheiden. Dies dürfte wohl in der Natur wenigstens bei *Boletus edulis*, den erwähnten *Cortinarius*-Arten und

Lactarius rufus der Fall sein, die alle in Kiefernwäldern mehr oder weniger häufig auftreten (vgl. THESLEFF 1919)[1]).

Die in Birken- und Espenwäldern häufig auftretenden *Boletus scaber* und *B. rufus* findet man nur ausnahmsweise zusammen mit Kiefern. Ich selbst habe *B. rufus* in Kiefernwald mit eingesprengter Fichte in Småland (Südschweden) und in Fichtenwald mit eingesprengter Kiefer in Vestmanland (Mittelschweden) gefunden. Es ist möglich, daß diese Arten in der Natur auch mit der Kiefer eine Symbiose eingehen können, sofern die Konkurrenz mit anderen, gegenüber der letzteren aktiveren Mykorrhizapilzen gering ist. Sie könnten also trotz der negativen Kulturversuche möglicherweise Mykorrhizapilze zweiter Ordnung bei diesem Baume sein.

Was die Fichtenversuche betrifft, so zeigten *Boletus rufus, Cortinarius camphoratus*, *C. traganus* und *Lactarius rufus* eine sehr geringe Virulenz, während *Boletus scaber*, *B. variegatus* und *B. badius* den Pflänzchen gegenüber hochvirulent waren. Von den ersterwähnten dürften wohl die *Cortinarius*-Arten und *Lactarius rufus* trotz der negativen Versuchsresultate in der Natur normale Mykorrhizabildner bei der Fichte sein, da sie recht oft zusammen mit diesem Baume gefunden werden. Wie sich die bei den Versuchen hochvirulenten *Boletus*-Arten in der Natur verhalten, ist ungewisser, da diese Arten im allgemeinen nicht dem Fichtenwalde angehören[2]). Wahrscheinlich können sie aber als Mykorrhizabildner zweiter Ordnung auftreten, und zwar in denjenigen Fällen, in denen der Pilz weniger virulent und die Konkurrenz mit den anderen Mykorrhizapilzen nicht zu kräftig ist, wie dies nach meiner Ansicht bei *B. luteus* der Fall ist (MELIN 1923 a). Letztere Art verhielt sich bei den früher vorgenommenen Kulturversuchen mit Fichten ganz in derselben Weise wie die erwähnten *Boletus*-Arten. In der Natur soll *B. luteus* nach MICHAEL (1918, S. 32) u. a. in jungen Fichtenpflanzungen vorkommen. DITTRICH (1923, S. 133) teilt mit, daß in einer östlich von Breslau angelegten Fichtenpflanzung von der Bevölkerung große Mengen von *Boletus*-Arten eingesammelt wurden. In erster Linie dürfte es sich hier um *B. luteus* gehandelt haben. In älterem, reinem Fichtenwald habe ich

---

1) Nach LANGE (1923, S. 4) zieht *Cortinarius traganus* in Dänemark Fichtenwälder vor. Dagegen teilt THESLEFF (1919, S. 31) mit, daß diese Art in Südostfinnland u. a. auch in Kiefernwäldern auftritt. Ich selbst habe sie auch in Kiefernwäldern beobachtet.

2) Eine Reihe von anderen *Boletus*-Arten, z. B. *B. subtomentosus* L. und *B. felleus* (Bull.) Karst., gehören dagegen zu den Charakterpilzen des Fichtenwaldes (THESLEFF 1919; LANGE 1923).

bei einer Gelegenheit *B. luteus* beobachtet, nämlich in einer unlängst angelegten, großen Sandgrube. Dicht unter den Fruchtkörpern waren Fichtenwurzeln mit zahlreichen normal entwickelten Mykorrhizen zu beobachten.

3. Zusammenfassung der Resultate.

Die Hymenomyzeten als Mykorrhizabildner. Die auf experimentellem Wege als Mykorrhizapilze festgestellten Hymenomyzeten gehören folgenden Gattungen an: *Boletus*, *Amanita*, *Cortinarius*, *Lactarius*, *Russula* und *Tricholoma*. Wie ich bereits früher erwähnt habe (Melin 1923 b), ist es selbstverständlich, daß nicht nur die mit positivem Resultate untersuchten Arten Mykorrhizabildner sind, vielmehr dürften diese Gattungen eine sehr große Anzahl von Mykorrhizabildnern enthalten. Künftige Untersuchungen werden wahrscheinlich zeigen, daß die meisten Arten Symbionten sind. Dies gilt namentlich für die Gattungen *Boletus*, *Amanita*, *Cortinarius*, *Lactarius* und *Russula*, die mit wenigen Ausnahmen an Bäume und Sträucher gebunden sind [1]). Die Gattung *Tricholoma* dagegen enthält augenscheinlich mehrere rein saprophytische Arten, wie *Tricholoma sordidum* Fr. und *T. personatum* Fr., die oft auf Äckern und Wiesen auftreten (Thesleff 1919, Lange 1923). Es erübrigt sich indessen, zu untersuchen, ob nicht ein Teil von diesen Arten fakultative Symbionten sein können. Außer den erwähnten Hymenomyzeten-Gattungen dürfte auch eine große Anzahl von anderen Gattungen Mykorrhizabildner beherbergen, z. B. *Cantharellus*, *Gomphidius*, *Inocybe*, *Hydnum* und *Hygrophorus*. Es ist wahrscheinlich, daß sich bei künftigen Untersuchungen eine sehr große Anzahl, ja vielleicht sogar die meisten von den Humus-Hymenomyzeten der Wälder als Mykorrhizabildner herausstellen werden. Außer reinen Parasiten und Saprophyten haben wir demnach eine große dritte Gruppe von Pilzen, die wir Symbiophile nennen können und die physiologisch den ersterwähnten sehr nahe stehen.

Es ist oft in der Literatur betont worden, daß eine ganze Reihe von Hymenomyzeten an Bäume und Sträucher gebunden sind. Unlängst schreibt Lange (l. c., S. 2), daß das Auftreten der Hymenomyzeten von zwei Gruppen von Faktoren bestimmt ist, nämlich teils vom Vorkommen gewisser Bäume und Gebüsche und teils von geologischen und klimatologischen Verhältnissen. Wie er sagt, ist es nicht immer leicht zu entscheiden, welcher von diesen Hauptfaktoren der entscheidende ist. Betreffs der Gattung *Cortinarius* sagt er z. B. (l. c.,

1) Unter nicht mykorrhizabildenden Arten sei *Boletus parasiticus* Bull. erwähnt, der parasitisch auf *Scleroderma*-Arten lebt.

S. 2): "Do the Cortinarii grow in woods simply because they love the shade or the humidity of the atmosphere or because they are attached to particular trees (symbiotically or otherwise)? Or are some of them attracted by the moisture, others by the trees? Evidently such a question cannot be answered without thorough investigation, and probably the answer will vary according to the particular species. That the kind of tree has something to do with it, nobody can doubt who has seen *Cortinarius hemitrichus* follow the birch *(Betula)* as the dolphin follows the ship. But on the other hand it is a fact that in northern countries such as Iceland, where there are no woods but where the atmosphere is more humid than on the European continent, quite a number of our wood-Cortinarii grow profusely in open pastures." Lange scheint aber die Tatsache übersehen zu haben, daß eine große Anzahl von Pflanzen in arktischen und subarktischen Gebieten eine Mykorrhiza vom selben Typus haben wie unsere Waldbäume, z. B. *Salix*-Arten, *Polygonum viviparum* und *Dryas octopetala* (vgl. Hesselman 1900). Es ist also wahrscheinlich, daß auch die auf Island — ebenso wie die in arktischen und subarktischen Gegenden überhaupt — gefundenen *Cortinarius*-Arten Mykorrhizapilze sind.

Die Gasteromyzeten. Ob die in Wäldern mitunter auftretenden Gasteromyzeten Mykorrhizabildner bei Bäumen sind, läßt sich bis auf weiteres nicht mit Bestimmtheit entscheiden. Ich habe nur eine zu dieser Gruppe gehörige Art untersucht, nämlich *Geaster Bryantii* Berk. Diese Art läßt sich recht leicht in Reinkulturen züchten, wenn Versuche mit Stücken von sehr jungen, noch ganz weißen Fruchtkörpern unternommen werden. Die Kolonien wachsen ziemlich rasch und sind seidenglänzend weiß. Den etwa 2,5 μ dicken Hyphen fehlten in den Kulturen Schnallen. Werden Hyphen dieser Art Kiefern- oder Fichtenpflänzchen in Reinkultur angeimpft, so wachsen sie zwar viel rascher als vorher und bilden bald um die Wurzeln herum einen dichten, weißen Hyphenbelag, erzeugen aber keine Mykorrhiza. Bei einer Untersuchung 12 Monate nach der Impfung ließen sich in den Wurzeln nur vereinzelte intrazellulär wachsende Pilzhyphen entdecken. Die Versuche haben demnach keinen Beweis dafür geliefert, daß die Gattung *Geaster* Mykorrhizabildner enthält, wie dies mehrere Forscher vermutet haben.

Askomyzeten und Hyphomyzeten. Ob eine Reihe von Askomyzeten, *Elaphomyces*, Tuberazeen und Terfeziazeen, in einer Symbiose mit den Bäumen leben, ist gleichfalls noch unentschieden (vgl. Melin 1923 a). Experimentelle Untersuchungen sind bisher nicht vorgenommen worden. Wiederholte Versuche, *Elaphomyces* in Reinkultur zu erhalten, sind mißglückt.

Zu den Askomyzeten dürfte die von Kiefern isolierte *Rhizoctonia silvestris* gehören (Melin 1923 a).

Die Hyphomyzeten des Bodens bringen keine Mykorrhiza hervor. Eine Reihe von Arten kann zwar intrazellulär in die Wurzeln eindringen, sie scheinen aber hier mehr oder weniger parasitisch zu leben und verursachen pseudomykorrhiza-ähnliche Gebilde[1]).

Zur Frage der Spezialisierung und der biologischen Rassen. Ein Teil der mykorrhizabildenden Hymenomyzeten ist sehr spezialisiert; diese Arten können nur bei einer bestimmten Gattung Mykorrhizen bilden. Andere sind weniger spezialisiert und können Mykorrhizen bei Arten bilden, die verschiedenen Gattungen angehören. Zu den spezialisiertesten gehört *Boletus elegans*, der ganz und gar an die Lärche gebunden zu sein scheint[2]), zu den etwas weniger spezialisierten gehören andere *Boletus*-Arten, z. B. *B. luteus*, der Mykorrhizen bei einer Anzahl von Nadelbaumgattungen bildet, dagegen wahrscheinlich nicht bei Laubbäumen. Zu den am wenigsten spezialisierten können wir *Amanita muscaria* zählen, die sowohl bei Nadelbäumen, z. B. Kiefern, Fichten und Lärchen, als bei Laubbäumen, z. B. der Birke, Mykorrhizabildner ist.

Ob die Kiefer und die Fichte auch so spezialisierte Mykorrhizasymbionten haben wie *Boletus elegans*, läßt sich noch nicht entscheiden. Lange (1923, S. 4) teilt mit, daß in Dänemark eine Reihe von Humus-Hymenomyzeten Kiefern vorziehen, nämlich u. a. *Tricholoma equestre, T. albo-brunneum, T. imbricatum, Russula sanguinea, R. purpurea, Boletus variegatus* und *B. bovinus*. Andere Hymenomyzeten dagegen halten sich hauptsächlich an die Fichte, z. B. *Amanita porphyria, A. excelsa, Tricholoma rutilans, T. cerinum, T. aurantium, T. vaccinum, Cortinarius caninus, C. sanguineus, C. traganus, Lactarius deliciosus, Russula Queleti* und *Bolletus felleus*. Die meisten von diesen Arten sind aber in Fennoskandia nicht so spezialisiert wie in Dänemark (vgl. Thesleff l. c.), und zwei von ihnen, nämlich *Boletus variegatus* und *Lactarius deliciosus*, sind experimentell als Mykorrhizabildner bei mehr als einer Gattung festgestellt worden.

1) Es sei hier erwähnt, daß Paulson (1923) unlängst mit sehr schwachen Gründen und ohne irgendwelche Experimente *Sporotrichum pulviniforme* als Mykorrhizapilz bei der Birke angegeben hat. Er hat nämlich auf den bei der Fruchtreife noch erhaltenen Narben Hyphen dieser Art gefunden. Er nimmt an, daß sie beim Keimen in die Wurzeln hineinwachsen und eine Mykorrhiza bilden.

2) Die Richtigkeit der Angaben, daß *Boletus elegans* in Südeuropa auch bei anderen Bäumen als der Lärche auftritt (vgl. Lange 1923, S. 3), dürfte eine kritische Nachprüfung benötigen.

Lange (l. c., S. 3) erwähnt, daß bei weniger spezialisierten Hymenomyzeten, beispielsweise *Amanita muscaria*, biologische Rassen vorkommen. Er sagt über diese Art: "As everybody knows it grows profusely in our coniferous plantations and also in woods of *Betula*, but is never met with under *Fagus*, *Quercus* or other common frondose trees. In the Scandinavian woods where coniferous trees and *Betula* abound together (but only rarely mingled with *Fagus* and *Quercus*) two biological types: the Birch-type and the Pine-type may have come into existence while there was small opportunity for the evolution of a fagophile or dryophile type. And after the introduction in Denmark (about 150 years ago) of the coniferous forest-trees this hypothetic pine-type may have introduced itself in our country like so many other pinophile plants."

Die Versuche mit *Amanita muscaria* und *M. R. silvestris* γ deuten darauf hin, daß genotypisch verschiedene, für die einzelnen Bäume bestimmte Rassen der weniger spezialisierten Mykorrhizapilze nicht existieren. Ein und derselbe Stamm von *Amanita muscaria* bildete nämlich sowohl bei der Kiefer, Fichte und Lärche, als bei der Birke Mykorrhizen. Und ein und dieselbe Rasse von *M. R. silvestris* γ erzeugte bei Kiefern, Fichten und Birken Mykorrhizen. Wenn also mit gewissen Bäumen zusammen bestimmte Formtypen auftreten, so dürften letztere als Modifikationen von dem höheren Symbionten verursacht sein.

II. Die Wurzelpilze in Reinkultur.

1. Die allgemeine Wachstumsfähigkeit.

Wie bereits früher erwähnt, wachsen die eigentlichen Mykorrhizapilze in Reinkulturen im Vergleiche mit trivialen Bodenpilzen sehr langsam. Das Wachstum ist jedoch bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Unter den in Kultur erhaltenen Arten gedeihen auf künstlichem Substrat die Nadelbaum-*Boleti* (inkl. *M. R. silvestris* α), nämlich *B. badius*, *B. elegans*, *B. granulatus*, *B. luteus*, *B. variegatus*[1]) und *Tricholoma flavobrunneum* am besten. Die isolierten *M. R. silvestris* β und γ sowie *M. R. Abietis* entwickeln sich etwas langsamer, obgleich sie sich durch monatliches Umimpfen mehr als

1) Ausnahmen in dieser Beziehung bilden beispielsweise *B. piperatus* Bull. und *B. subtomentosus* L. Ersterer wächst in Reinkulturen sehr langsam, auf Gelatine- und Agarsubstrat hauptsächlich submers, letzterer ist aus Fruchtkörperstücken überhaupt nicht zum Wachsen zu bringen.

5 Jahre lang in Reinkulturen halten ließen. Noch schlechter als die letzterwähnten gedeihen z. B. *Russula fragilis*, *Lactarius deliciosus* und *Amanita muscaria*. Arten wie *Boletus rufus*, *Cortinarius*-Arten (*C. mucosus, C. camphoratus, C. balteatus, C. traganus*) und *Tricholoma virgatum* wachsen zwar aus den auf Gelatine- oder Agarsubstrat gelegten Fruchtkörperstücken hervor, stellen aber im allgemeinen ihren Zuwachs ein, ohne auf das künstliche Substrat übergegangen zu sein. Wieder andere Arten, die wahrscheinlich Mykorrhizapilze sind, sind aus den auf Platten oder in Nährlösung gelegten Fruchtkörperstücken nicht zum Wachsen zu bringen. Dies ist z. B. bei einer Reihe von untersuchten *Cortinarius*-, *Lactarius*- und *Russula*-Arten, ferner bei Arten der Hymenomyzeten-Gattungen *Cantharellus*, *Gomphidius*, *Inocybe*, *Hydnum* und *Hygrophorus* der Fall. Es erscheint mir wahrscheinlich, daß wenigstens die meisten von derjenigen Gruppe der Humus-Hymenomyzeten, die sich nicht auf künstlichem Substrate kultivieren ließen, so obligate Mykorrhizasymbionten sind, daß sie schlecht oder überhaupt nicht gedeihen, wenn sie nicht von den Wurzeln gewisse Stoffe — entweder direkt oder indirekt — erhalten. Sie scheinen sich in dieser Beziehung wie gewisse obligate Parasiten zu verhalten, z. B. die Rost- und Brandpilze, die man auf künstlichem Substrate nicht zur Entwicklung bringen kann[1]).

Die folgende Behandlung der Mykorrhizapilze ist demnach einseitig, da sie nur diejenige Gruppe von ihnen behandelt, die in Reinkulturen mehr oder weniger gut gedeiht.

Für die meisten von letzteren hat sich 5 %iges Malzextrakt (Liebig) als ein günstiges Substrat erwiesen. Auf diesem gedeihen wenigstens *M. R. silvestris* β, γ und *M. R. Abietis* besser als in Nährsalzlösungen. Die Flüssigkeitsschicht in den Kolben soll jedoch ziemlich niedrig sein, und zwar höchstens 10 mm, da zu einem guten Wachstum ein reichlicher Sauerstoffzutritt erforderlich ist. *Boletus elegans* und *Tricholoma flavobrunneum* wachsen in der Nährlösung verhältnismäßig schlecht, und zwar wahrscheinlich infolge unzureichenden Sauerstoffzutritts; auf Malzagar oder -gelatine (5 %ige Malzextraktlösung) gedeihen sie dagegen gut.

Im Gegensatze zu dem Verhalten dieser beiden Arten finden wir, daß bei anderen ein Zusatz von Gelatine oder Agar-Agar, namentlich von letzterem, das Wachstum hemmend beeinflußt. Unter den untersuchten Pilzen gilt dies in erster Linie für *M. R. silvestris* β

1) Man dürfte aber doch wohl annehmen dürfen, daß sich auch die genannten obligaten Parasiten ebenso wie die erwähnten Mykorrhizenpilze auf künstlichem Substrate kultivieren lassen, wenn wir auch die Kulturbedingungen noch nicht kennen.

und γ, ferner für *M. R. Abietis*. Auf Malzgelatine bilden diese Arten zwar Kolonien von charakteristischem Aussehen (vgl. Melin 1921, Fig. 2, 4 und 6), das Wachstum erfolgt aber viel langsamer als auf reinem Malzextrakt. Auf Malzagar (1,2—1,5 % Agar-Agar) wachsen *M. R. silvestris* β und γ nicht (benützt man jedoch gut ausgewaschenen Agar-Agar, so zeigen sie ein schwaches Wachstum); *M. R. Abietis* bildet zwar langsam wachsende Kolonien, diese stellen aber bei einer Temperatur von 22° C nach 3 Wochen ihr Wachstum gänzlich ein (Tab. 3, Fig. 1). *Boletus luteus*, *B. granulatus*, *B. badius* und *B. variegatus* wachsen auf Malzgelatine gut, bleiben auf gewöhnlichem Agar-Agar etwas im Wachstum zurück, auf sorgfältig ausgewaschenem dagegen nicht merkbar.

Zu den Vorratskulturen habe ich im allgemeinen 5 %iges Malzextrakt als Substrat benützt, und zwar entweder rein oder mit einem Zusatze von Gelatine oder Agar-Agar. Nach mehr als fünfjähriger Kultur (gewöhnlich monatliche Umimpfung) wachsen die isolierten *M. R. silvestris* α, β und γ, ferner *M. R. Abietis* noch immer ziemlich gut. Die zwei- bis dreijährigen Stämme der Nadelbaum-*Boleti* (*B. luteus*, *B. granulatus*, *B. badius* und *B. variegatus*) gedeihen auf Malzgelatine oder Malzagar noch immer gut.

Wachstum. Das Wachstum der eigentlichen Mykorrhizapilze ist auf ein und demselben Substrat ziemlich variabel; dies ist u. a. auf das Alter und die Wachstumsgeschwindigkeit der Mutterkolonie zurückzuführen. Ein Myzel aus schwach wachsenden oder älteren Kulturen entwickelt sich auch auf einem günstigen Substrate meistens sehr langsam, wenigstens anfangs. Es ist aus diesem Grunde wichtig, bei vergleichenden Wachstumsversuchen von gut wachsenden und jungen Mutterkulturen auszugehen. Außerdem spielt auch der Umstand eine gewisse Rolle, wie lange der Stamm in Kultur gehalten worden ist. Einige Arten wachsen nämlich nach einer gewissen Kulturzeit schlechter als anfangs und eine Reihe von ursprünglich gut wachsenden Arten kann sogar bald ihr Wachstum gänzlich einstellen. Dies war z. B. zu wiederholten Malen bei *Boletus scaber* der Fall. Das folgende Beispiel illustriert diese Erscheinung.

Ein Stamm von *Boletus scaber* wurde am 5. 7. 1922 in Kultur angelegt und auf folgenden Substraten gezüchtet:

Nährgelatine 5. 7.—28. 9. 1922 (Wachstum xx)[1]),
Malzagar 29. 9.—15. 10. 1922 („ xx),
Malzgelatine 16. 10.— 7. 11. 1922 („ x).

1) Die Wachstumsintensität durch eine dreigradige Skala angegeben (x = schwaches, xx = mäßiges, xxx = gutes Wachstum).

Nach dieser Zeit war er auf Malzagar nicht mehr zum Wachsen zu bringen.

Auch *Boletus elegans* kann leicht seine Wachstumsfähigkeit in Reinkulturen verlieren, wenn man ihn nicht regelmäßig umimpft. Ein am 26. 8. 1922 in Kultur angelegter Stamm wurde auf folgenden Nährböden gezüchtet:

Malzextrakt 26. 8.—28. 9. 1922 (Wachstum xx),
Malzagar 26. 9.—15. 10. 1922 („ xxx),
Malzgelatine 16. 10.— 6. 11. 1922 („ xxx),
Malzagar 7. 11.—29. 12. 1922 („ xxx).

Myzel (und mit Hyphen durchwachsene Agarstücke) aus der letzten 53 Tage alten Kultur waren auf Malzagar nicht zum Wachsen zu bringen. Impft man dagegen die Stämme von *Boletus elegans* regelmäßig um, so lassen sie sich leicht jahrelang in Kultur erhalten.

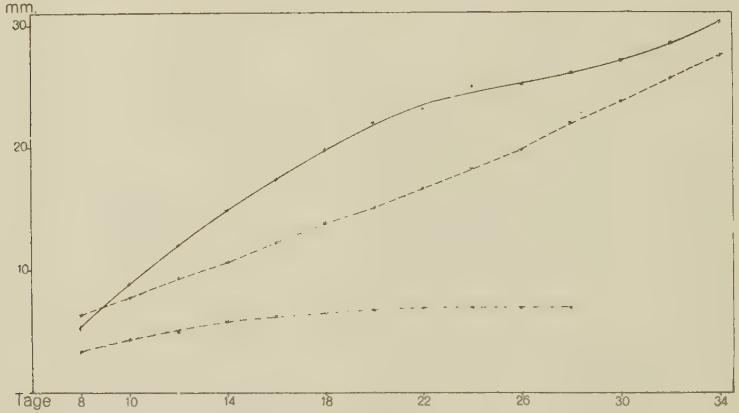

Fig. 1. Radialer Längenzuwachs von *Boletus luteus* (———), *B. variegatus* (— — — —) und *M. R. Abietis* (—·—·—). Kultur auf Malzagar bei 22 ° C.

Das Wachstum ziemlich normal wachsender Kolonien von *Boletus luteus* und *B. variegatus* auf Malzagar veranschaulichen Tabelle 1 und 2, ferner Fig. 1 [1]).

1) Die Methodik der Messungen war im großen und ganzen diejenige, welche Falck (1907) experimentell ausgearbeitet hat. Um jedoch gleichmäßigere Kulturbedingungen zu erhalten, habe ich statt der Röhren Petrischalen benützt. Nachdem die ins Zentrum geimpften Hyphen normale Kolonien gebildet hatten, wurde längs vier Radien die von den wachsenden Hyphenspitzen gebildete Zuwachslinie mit schmalen Papierstreifen markiert. Von diesen Streifen aus wurde der Zuwachs jeden 2. Tag gemessen. Da die Kolonien im allgemeinen einen regelmäßigen Umkreis haben, konnten die Ablesungen ohne wesentliche Ablesungsfehler bewerkstelligt werden.

Wir finden, daß der untersuchte Stamm von *B. variegatus* während der ganzen Versuchszeit (30 Tage) ziemlich gleichmäßig wächst, ganz wie die von Falck (1907) untersuchten holzzerstörenden Pilze [1]), während *B. luteus* eine unregelmäßigere Wachstumskurve aufweist. Der unregelmäßige Wachstumsverlauf von *B. luteus* dürfte mit dem hemmenden Einflusse des Agar-Agar zusammenhängen. Auf Malzgelatine zeigt nämlich diese Art einen gleichförmigeren Zuwachs.

Die beiden erwähnten Arten wachsen allmählich über die ganze Agarplatte; wie erwähnt, ist dies bei *M. R. Abietis* nicht der Fall. Aus Tabelle 3 und Fig. 1 erhellt, daß das Wachstum des letzteren auf Malzagar sukzessiv abnimmt und nach 21 Tagen ganz aufhört. Dasselbe Aussehen hat die Kurve für Malzgelatine, wenn auch das

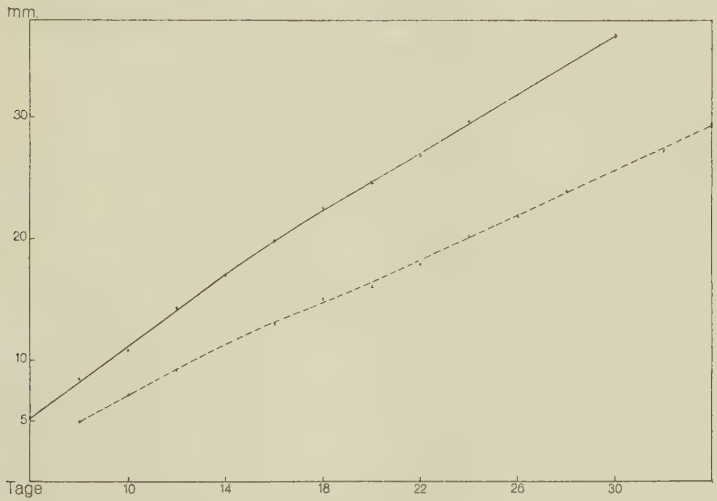

Fig. 2. Radialer Längenzuwachs von *Rhizoctonia silvestris* (— — —) und *M. R. atrovirens* (———). Kultur auf Malzagar bei 22 ° C.

Wachstum hier nicht so rasch aufhört wie auf Malzagar. Die Wachstumskurven von *M. R. silvestris* β und γ auf Nährgelatine gehören gleichfalls zu demselben Typus.

1) Nach den Untersuchungen Falcks (1907) handelt es sich beim Längenwachstum der Pilzmyzelien bekanntlich um eine gleichförmige Zuwachsbewegung der Hyphen. Der Zuwachs erhält demnach sehr bald einen bestimmten Wert, der konstant bleibt, gleichgültig, wie lange man die Beobachtungen fortsetzt. Er sagt u. a.: „Die gesamte Lebenstätigkeit der Mycelien verläuft, gemäß der These vom gleichförmigen Längenwachstum, nicht in der Begrenzung einer großen Periode, sondern in gleichmäßig fortschreitender Intensität, d. h. ohne räumliche und zeitliche Begrenzung. Erst das Aufhören des Substrates und der übrigen äußeren Wachstumsbedingungen führt einen Stillstand der Längenwachstumstätigkeit der Mycelien herbei.“

Auf Malzextrakt erfolgt sowohl das Wachstum der Nadelbaum-*Boleti* (*B. luteus*, *B. variegatus*, *B. granulatus*, *B. badius*) einschließlich *M. R. silvestris* α, als auch das von *M. R. silvestris* β, γ und von *M. R. Abietis* während der ersten 30 Tage im allgemeinen sehr gleichmäßig.

Das Wachstum der in Reinkultur hochvirulenten *Rhizoctonia silvestris* und *M. R. atrovirens* α illustrieren Tabelle 4, 5 und Fig. 2. Die Kurven sind im allgemeinen geradlinig, also ganz wie bei den von Falck (l. c.) untersuchten Arten. Eine Entwicklungshemmung durch Agar-Agar ließ sich nicht nachweisen. In Flüssigkeiten ist das Wachstum gleichfalls sehr gleichmäßig.

2. Der Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration.

Der Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf Pilze und Bakterien ist in den letzten Jahren von vielen Forschern studiert worden. Unter den Hymenomyzeten sind in dieser Beziehung vor allem holzzerstörende Pilze untersucht worden, und zwar in erster Linie von Zeller, Schmitz und Duggar (1919), Webb (1921) und Wolpert (1924). Wolpert fand u. a., daß die p_H-Kurven für das Wachstum bis zu einem gewissen Grade vom Nährboden und der Temperatur abhängen. Die von ihm untersuchten Pilze (acht Arten) ziehen saure Nährlösungen neutralen oder schwach alkalischen vor, obgleich auch manchmal in letzteren ein Wachstum erfolgt. Ihre optimale Wachstumszone, die sich über 2—3 p_H-Einheiten erstreckt, ist jedoch in günstigen Nährsubstraten breiter (in Peptonlösung in der Regel zwischen p_H 3,5 und 6,5) als in weniger günstigen Medien (in Richards Lösung im großen und ganzen zwischen p_H 4,0 und 6,0). Die Grenzwerte für das Wachstum liegen außerdem im ersteren Falle bei extremeren Säure- und Alkalinitätswerten als im letzteren.

Daß die Wasserstoffionenkonzentration für die Entwicklung der Mykorrhizapilze eine große Bedeutung haben muß, war ja a priori anzunehmen, da die Mykorrhizen der Bäume auf Rohhumusböden im großen und ganzen gut entwickelt sind, auf Mullböden dagegen verhältnismäßig schwach. Man findet ferner die Fruchtkörper der betreffenden Boden-Hymenomyzeten auf reinen Mullböden am wenigsten zahlreich vertreten. Lange (1923, S. 7) sagt z. B. über die Boden-Hymenomyzeten in den dänischen Wäldern u. a. folgendes: "Even a deep layer of decaying leaves seems to be inimical to the fructification of most species. Generally the rather firm and hard humus found in somewhat exposed positions on somewhat sandy bottom is richer in fungi than the fertile deep mould or rich loam."

Als Substrat zu meinen Untersuchungen über den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf die Wurzelsymbionten der Bäume habe ich 5%iges Malzextrakt benützt. Außerdem habe ich aber auch Versuche auf synthetischen Nährsalzlösungen unternommen, auf diesen aber keine vollständigen Serien ausgeführt.

Die Kulturen wurden in sorgfältig ausgekochten Erlenmeyerkolben (Jenaer Glas) angelegt und im Thermostat bei 22° C gehalten. Es wurden immer Doppelversuche ausgeführt[1]).

a) Wirkung auf die eigentlichen Mykorrhizapilze.

Von den eigentlichen Mykorrhizapilzen wurden folgende Nadelbaumsymbionten untersucht:

1. *Boletus luteus*, Stamm $1^1/_4$ Jahr in Kultur,
2. „ *granulatus*, „ $^1/_2$ „ „ „
3. „ *variegatus*, „ $^1/_3$ „ „ „
4. „ *badius*, „ $1^1/_2$ „ „ „
5. *M. R. silvestris* β, „ $3^1/_6$ „ „ „
6. „ „ „ γ, „ $3^1/_2$ „ „ „
7. *M. R. Abietis*, „ $3^1/_2$ „ „ „

Wachstum bei verschiedenen p_H-Werten. Aus Tabelle 6 erhellt, daß die eigentlichen Symbionten die sauren Lösungen bevorzugen. In neutralen Nährmedien wachsen sie sehr schlecht und in schwach alkalischen meist überhaupt nicht. Nur *M. R. silvestris* γ bildete bei p_H 8,2—7,6 winzige Kolonien. Die optimale Wasserstoffionenkonzentration auf Malzextrakt liegt im allgemeinen zwischen p_H 4 und 5. Nur *Boletus granulatus* bildet in dieser Hinsicht eine Ausnahme, da sein Optimum etwas höher liegt.

Bei p_H 4 entwickeln sich die Pilze noch recht gut (ausgenommen *Boletus granulatus*), bei noch höheren Wasserstoffionenkonzentrationen (p_H 3,4—3,0) wachsen *Boletus luteus*, *B. variegatus*, *B. badius* und *M. R. Abietis* ziemlich gut, *M. R. silvestris* γ dagegen zeigt bei p_H 3,3 kein Wachstum.

1) Die Wasserstoffionenkonzentration bestimmte ich kolorimetrisch mit den Clarkschen Indikatoren, und zwar hauptsächlich Bromphenolblau, Methylrot, Bromkresolpurpur, Bromthymolblau und Phenolrot. Als Kolorimeter benützte ich die von G. D. und C. W. Barnett eingeführte und von Arrhenius (1922) modifizierte Doppelkeile. Eine Reihe von PH-Bestimmungen wurde elektrometrisch kontrolliert, und wenn die Pilze sehr intensiv Farbstoffe ausgeschieden hatten, wurden die Messungen ausschließlich auf letztere Weise ausgeführt.

Die elektrometrischen PH-Bestimmungen wurden von „Statens Skogsförsöksanstalt“ (Fil. Kand. Fräulein Gurli Laurentz) ausgeführt.

In Fig. 3 und 4 sind die Wachstumskurven für Malzextrakt wiedergegeben. Wenn sie auch infolge der Verschiebung von p_H nicht vollkommen exakt sind — die optimalen Zonen sollten etwas weiter links liegen —, so sind sie doch recht instruktiv. Es geht aus

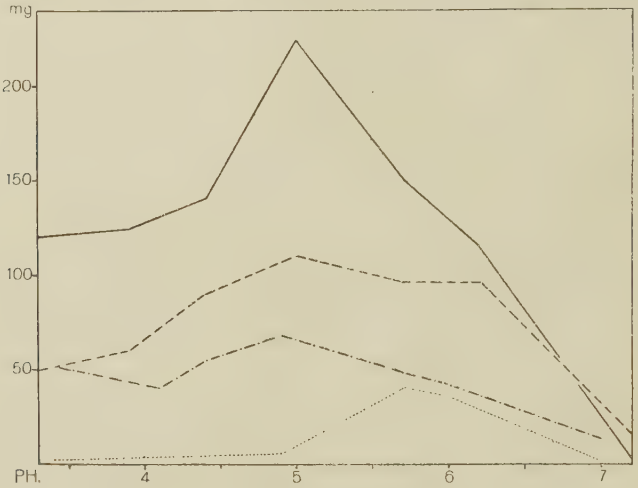

Fig. 3. Wachstum von *Boletus variegatus* (———), *B. luteus* (— — —), *B. badius* (—·—·—) und *B. granulatus* (·····) auf Malzextrakt bei verschiedenen p_H-Werten (vgl. Tab. 6).

ihnen hervor, daß sich die einzelnen Arten bezüglich der Einzelheiten ziemlich verschieden verhalten. Unter den untersuchten *Boletus*-Arten hat *B. variegatus* bei p_H 5 oder ein wenig darunter ein scharf markiertes, *B. luteus* und *B. badius* dagegen ein weniger deutlich hervortretendes Optimum.

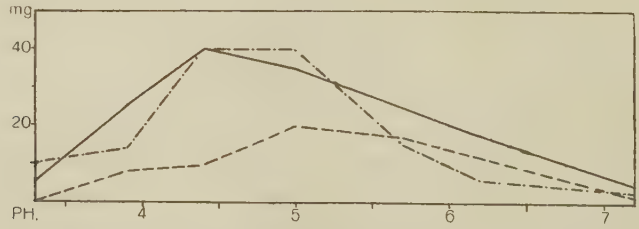

Fig. 4. Wachstum von *M. R. silvestris* β (———), γ (— — —) und *M. R. Abietis* (—·—·—) auf Malzextrakt bei verschiedenen p_H-Werten (vgl. Tab. 6).

Sämtliche untersuchten Arten außer *M. R. silvestris* β verschieben die Wasserstoffionenkonzentration der Lösungen in die Richtung gegen eine saurere Reaktion. Die Größe der Verschiebung hängt bis zu einem gewissen Grade von der Wachstumsintensität ab. *M. R. silvestris* β ändert bei optimalem Wachstum die Wasserstoffionen-

konzentration des Malzextraktes in alkalischer Richtung. Dies ist darauf zurückzuführen, daß mehr NH_3 gebildet als verbraucht wird (s. unten).

b) Wirkung auf *Rhizoctonia silvestris* und *M. R. atrovirens*.

Rhizoctonia silvestris und *M. R. atrovirens* α zeigen ganz andere Wachstumskurven als die eigentlichen Mykorrhizabildner (Tabelle 7, Fig. 5). Erstere gedeiht in sauren Lösungen ebenso gut wie in neutralen, letzteres weist zwei Wachstumsmaxima auf, und zwar um p_H 3 und 7 herum, obschon auch bei den dazwischen liegenden p_H-Werten eine gute Entwicklung stattfindet. Die alkalischen und sauren Grenzwerte wurden nicht festgestellt.

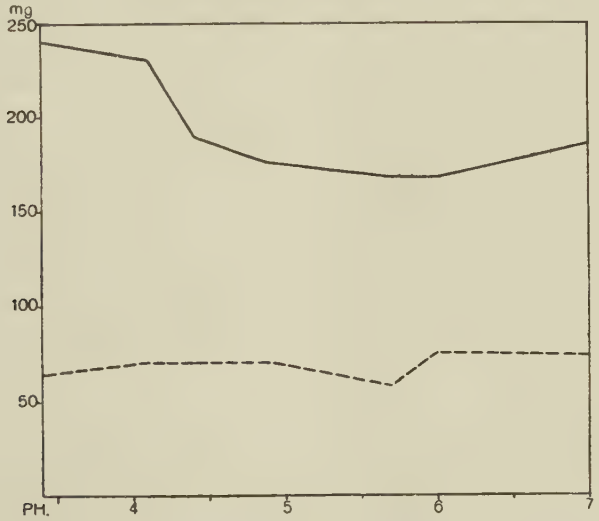

Fig. 5. Wachstum von *Rhizoctonia silvestris* (— — —) und *M. R. atrovirens* (———) auf Malzextrakt bei verschiedenen pH-Werten (vgl. Tab. 7).

Die Wasserstoffionenkonzentration verschiebt sich in den Malzextraktkulturen nach sauer.

c) Erörterung.

Die Versuche haben ergeben, daß die untersuchten eigentlichen Mykorrhizapilze und die isolierten, in den Kulturen hochvirulenten Wurzelpilze zwei in der erwähnten Beziehung physiologisch verschiedene Gruppen darstellen. Erstere sind der Wasserstoffionenkonzentration gegenüber sehr empfindlich, letztere dagegen gedeihen sowohl auf stark sauren als auf neutralen Nährböden gut. In synthetischen Nährlösungen verhalten sich die eigentlichen Mykorrhizapilze im großen und ganzen auf dieselbe Art und Weise, wenn sich auch die oberen

und unteren Grenzen für das Wachstum je nach der Natur der Nährlösung etwas verschieben zu können scheinen. So scheinen die Grenzwerte für das Wachstum auf weniger günstigen Nährsubstraten dem Optimum näher zu liegen als auf günstigen; dies stimmt mit den von Wolpert gefundenen Verhältnissen überein. Die optimale Zone liegt dagegen in den untersuchten Fällen bei ungefähr derselben p_H wie auf Malzextrakt.

Wiewohl Kulturversuche mit verschiedenen Wasserstoffionenkonzentrationen auf Humus nicht ausgeführt wurden[1]), so ist es doch wahrscheinlich, daß die Kurven in natürlichem Humus im großen und ganzen denselben Verlauf haben, obgleich die Maximal- und Minimalwerte für das Wachstum der eigentlichen Pilze etwas anders liegen können als auf Malzextrakt.

Die Gültigkeit der erzielten Resultate betreffs der eigentlichen Symbionten läßt sich natürlich nicht ohne weiteres auf alle bei Kiefern und Fichten mykorrhizabildenden Hymenomyzeten ausdehnen. Manches spricht aber dafür, daß die Kurven im großen und ganzen denselben Verlauf haben. Nach den Untersuchungen Hesselmans hat die Humusdecke der rohhumusbildenden Nadelwälder in ganz Nord- und Mitteleuropa ungefähr die gleiche Wasserstoffionenkonzentration, nämlich etwa p_H 4,0[2]). Da die Pilze außerdem das gemeinsam haben, daß sie in den Wurzeln leben, so ist es wahrscheinlich, daß ihre Optima bei ungefähr derselben Wasserstoffionenkonzentration liegen, nämlich etwa beim p_H-Werte der Wurzelzellen. Man dürfte annehmen können, daß dieser gerade zwischen 4 und 5 liegt[3]).

Die Verschiebung der p_H-Werte, die in den Kulturen auf Malzextrakt erfolgte, läßt sich natürlich nicht generalisieren. Die Pilze verhalten sich im Gegenteil in dieser Beziehung auf den einzelnen Substraten sehr verschieden; dies ist vor allem auf die Kohlenstoff- und Stickstoffquellen und deren Verwertung zurückzuführen. So kann aus gewissen organischen Stickstoffverbindungen mehr Ammoniak gebildet werden, als beim Wachstum verbraucht wird, und die p_H kann aus diesem Grunde bei sämtlichen Arten unter gewissen Umständen in neutraler Richtung verschoben werden (vgl. unten).

---

1) Die eigentlichen Mykorrhizenpilze der Waldbäume wachsen auf durch Erhitzen sterilisiertem Humus nicht (vgl. unten).

2) Nach Brenner (1924, S. 15) findet man in der Rohhumusschicht der Wälder von Finnland gewöhnlich p_H-Werte von 3,5—4,8.

3) Arrhenius (1922, S. 32) gibt für die Wurzelzellen des Weizens den Wert p_H 4,5 an.

3. Der Einfluß der Phosphatide auf die Wurzelpilze.

In einer unlängst erschienenen Arbeit hat HANSTEEN-CRANNER (1922) gezeigt, daß alle Pflanzenteile, Wurzeln, Samen und überhaupt alle überirdischen Teile Phosphatide in analytisch bestimmbaren Mengen abgeben. Bei einer Temperatur bis zu 20° C werden nur in Wasser lösliche Phosphatide, bei 30° C auch wasserunlösliche abgegeben. HANSTEEN-CRANNER hat gefunden, daß die Wurzeln höherer Pflanzen nicht nur in destilliertem Wasser Phosphatide absondern, sondern auch in normalen Nährlösungen und in fruchtbarer Erde. Da auch andere im Boden lebende Pflanzenteile Phosphatide abgeben, enthalten Wasser und Humus mit reicher Vegetation erhebliche Mengen von diesen Substanzen. Nach HANSTEEN-CRANNERS Ansicht muß dieser Umstand bei physiologischen Untersuchungen über die Mikroflora in vegetationsreichen Böden berücksichtigt werden (l. c., S. 158).

Daß mehrere Bakterienarten von gewissen Ausscheidungsprodukten der Wurzeln in ihrer Entwicklung gefördert werden, erhellt aus den Untersuchungen des amerikanischen Forschers WILSON (vgl. BARTHEL 1923). Er züchtete Pflänzchen in Kolben unter aseptischen Verhältnissen (WILSON 1920), und es stellte sich heraus, daß die von den Pflanzen benützte Nährflüssigkeit ein erheblich besseres Substrat für gewisse Bakterien war als die frisch zubereitete Kulturflüssigkeit.

Er ließ außerdem verschiedene Bakterien sich auf sterilem Humus in großen Reagenzgläsern entwickeln. Nachdem die Bakterien ihr Entwicklungsoptimum passiert hatten, wurden in die Gläser Samen verschiedener Pflanzen eingeführt. Er konnte hierbei konstatieren, daß die Bakterien durch die heranwachsenden Pflänzchen stark angeregt wurden und eine kräftigere Entwicklung erreichten als jemals zuvor (BARTHEL l. c., S. 80, 81).

Die von mir untersuchten Mykorrhizapilze bei Waldbäumen verhielten sich den von WILSON untersuchten Bakterien analog. Bei den Versuchen, die zu dem Zwecke ausgeführt wurden, Mykorrhizen in Reinkulturen synthetisch dadurch darzustellen, daß die Pflänzchen mit Myzel von Mykorrhizapilzen geimpft wurden, wuchs dieses nämlich viel rascher, wenn es direkt auf den Wurzelhals geimpft wurde als auf den Sand daneben (MELIN 1923 a, S. 170). Eine große Anzahl der untersuchten Mykorrhizapilze entwickeln sich in Reinkultur sehr langsam und stellen bald ihr Wachstum ein. Dies war z. B. bei den *Cortinarius*-Arten (u. a. *C. mucosus* und *C. camphoratus*), *Boletus edulis*, *B. rufus* und *Tricholoma virgatum* der Fall (vgl. oben). Diese Arten entwickelten aus den angelegten Fruchtkörperstücken entweder kurze

Hyphen, die nicht auf die Nährgelatine hinüberwuchsen, oder kleine Kolonien, die sehr bald ihr Wachstum einstellten. Wurden die wachsenden Hyphen dagegen auf den Wurzelhals aseptisch gezüchteter Keimpflänzchen geimpft, so entwickelten sie sich rasch weiter; dies war makroskopisch schon nach wenigen Tagen zu beobachten.

Diese Erscheinung schien mir nur so erklärlich zu sein, daß gewisse, aus den Wurzeln herausdiffundierte Stoffe das Wachstum der Pilze begünstigten (Melin 1923 a, S. 170) [1]). Hierbei lag nun die Annahme nahe, daß die von Hansteen-Cranner nachgewiesenen Phosphatide dieses Wachstum begünstigten. Ich stellte aus diesem Grunde eine Untersuchung über das Verhältnis der Wurzelpilze zu diesen Stoffen an.

Die Phosphatide wurden aus keimenden oder ungekeimten, aseptischen Kiefern- und Fichtensamen (Keimbarkeit 90—95 %) oder aus steril gezüchteten Keimpflänzchen erhalten. Hansteen-Cranner konstatierte nämlich, daß sowohl ungekeimte Samen, als wohlentwickelte Keimpflänzchen von Fichten und Kiefern reichlich Phosphatide abgeben [2]). Schon nach 2 Tagen läßt sich in Versuchen bei 30° C ihre Anwesenheit analytisch feststellen; bei gewöhnlicher Zimmertemperatur muß jedoch die Versuchszeit auf 4—5 Tage ausgedehnt werden. Die Phosphatide werden sowohl in destilliertem Wasser als in Nährlösung ausgeschieden.

Nach Sterilisierung in Sublimatlösung (1 : 1000) wurden die Samen sorgfältig in sterilem Wasser ausgewaschen und dann in Petrischalen (vgl. Melin 1923 a, S. 161) gebracht, in denen sie bei Zimmertemperatur 6—10 Tage aufbewahrt wurden. Nach dieser Zeit überführte ich eine bestimmte Anzahl der aseptischen Samen in Kolben mit 20 ccm sterilisierter Nährlösung [3]), aus denen sie nach einer Woche wieder entfernt wurden. Hierauf wurde sofort Pilzmyzel

---

1) Es sei hier daran erinnert, daß Burgeff (1909, S. 166) gezeigt hat, daß aus den Samen der Orchideen Stoffe diffundieren, die die Mykorrhizapilze der Orchideen chemotropisch beeinflussen. Nach der Ansicht Hiltners (1900) scheiden auch die Wurzeln der Leguminosen Stoffe aus, die auf die knollenerzeugenden Bakterien chemotropisch wirken.

2) Nach einer Untersuchung von Hansteen-Cranner (briefliche Mitteilung) verhalten sich Samen und Keimpflänzchen von Kiefern und Fichten ganz genau so wie andere untersuchte Pflanzen, d. h. sie geben bei Temperaturen bis zu 20° C nur wasserlösliche, bei ca. 30° C sowohl lösliche als unlösliche Phosphatide ab.

3) Die Sterilisierung der Kolben mit der Nährlösung wurde meist im Dampfsterilisator ausgeführt, um so weit als möglich eine Spaltung der benützten Stickstoffverbindungen zu vermeiden.

in die Kolben gebracht. Bei einer Reihe von Versuchen wurden die Samen während der ganzen Versuchszeit in den Kolben belassen.

Die Kulturen wurden in gut ausgekochten Erlenmeyerkolben (Jenaer Glas) angelegt und, sofern nichts anderes angegeben ist, bei einer Temperatur von 22° C im Thermostaten aufbewahrt. Doppelversuche wurden ausgeführt.

Als Nährlösung benützte ich nach HAGEM (1910)

1000 ccm destilliertes Wasser,
5 g Glukose,
0,5 g $MgSO_4$,
10 Tropfen 1%iger $FeCl_3$-Lösung,
0,5 g KH_2PO_4.

Die Stickstoffquelle war verschieden; die zugesetzte Gewichtsmenge entsprach 0,5 g NH_4Cl[1]). Als Pufferlösung wurde die durch SÖRENSEN bekannte Phosphatmischung benützt.

Bisher sind drei von den aus Kiefern und Fichten isolierten eigentlichen Mykorrhizapilzen untersucht worden, nämlich *M. R. silvestris* β und γ, ferner *M. R. Abietis*; außerdem *Boletus variegatus* und *B. luteus*. Außer diesen sind die isolierten, in Reinkultur hochvirulenten *Rhizoctonia silvestris* und *M. R. atrovirens* und der auf Kiefernwurzeln auftretende *Mucor Ramannianus* untersucht worden.

Zu den Versuchen mit *M. R. Abietis* wurden Fichtensamen (*Picea Abies*), in allen anderen Fällen Kiefernsamen (*Pinus silvestris*, sofern nichts anderes angegeben ist) benützt[2]).

a) Wirkung auf die eigentlichen Mykorrhizapilze.

In Tab. 8—14 teile ich die Ergebnisse von sieben Serien ausgeführter Versuche auf verschiedenen anorganischen und organischen Stickstoffquellen mit und ohne Phosphatide mit. Nach der Sterilisierung der Nährflüssigkeiten wurden in jeden Kolben zehn aseptische Kiefern- oder Fichtensamen gebracht; nach weiteren 7 Tagen bei Zimmertemperatur wurden die Samen entfernt und Impfmyzel eingeführt.

Wie aus den Tabellen erhellt, wurden die Pilze durch die von den Samen ausgeschiedenen Phosphatide stark angeregt. In den reinen Nährlösungen war das Wachstum in den meisten Fällen sehr

1) Ob die verschiedenen Stickstoffquellen die Ausscheidung der Phosphatide verschieden beeinflussen, läßt sich nicht ohne weiteres entscheiden. Ich war leider nicht in der Lage, diese Frage zu untersuchen.

2) Gewicht von 10 gequollenen Samen: *Pinus montana* 0,1 g, *Pinus silvestris* und *Picea Abies* 0,07 g.

schwach. Konnten dagegen die Phosphatide in die Lösung diffundieren, so nahm das Wachstum ganz erheblich zu[1]).

Boletus variegatus erhält durch die Phosphatide ein bis 14 mal stärkeres Wachstum als ohne dieselben. Bei *M. R. silvestris* β wird der Zuwachs mit Phosphatiden bis 15 mal größer und bei *M. R. silvestris* γ und *M. R. Abietis* bis zu 68- bzw. 56 mal größer als ohne sie.

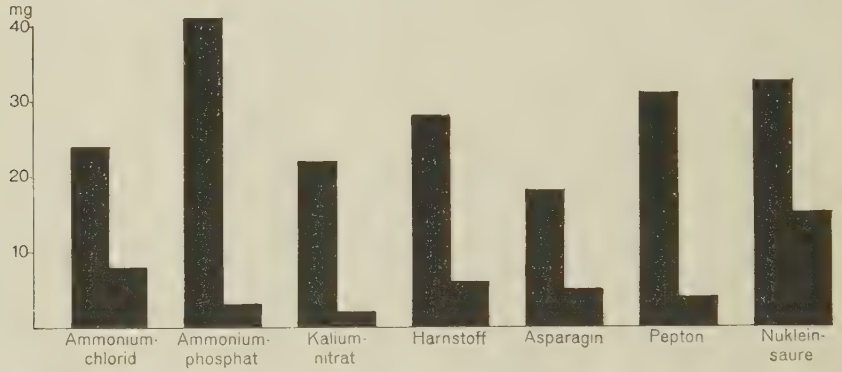

Fig. 6. Erntegewichte von *Boletus variegatus* in Kulturen auf verschiedenen Stickstoffquellen, mit (rechts) und ohne (links) Phosphatide (Tab. 8—14).

Fig. 7. Erntegewichte von *M. R. silvestris* β in Kulturen auf verschiedenen Stickstoffquellen, mit (rechts) und ohne (links) Phosphatide.

Wie aus Tab. 15 und Fig. 6—9 erhellt, ist die relative Zuwachserhöhung durch die Phosphatide auf verschiedenen Stickstoffquellen nicht gleich groß. So finden wir z. B. den Zuwachs von *Boletus variegatus* auf Nukleinsäure und den von *M. R. silvestris* β auf NH_4Cl nur verdoppelt, und *M. R. silvestris* γ und *M. R. Abietis* zeigen auf KNO_3 überhaupt keinen stärkeren Zuwachs als auf dem entsprechenden Substrat ohne Phosphatide. Wie diese Erscheinung zu deuten ist, muß ich bis auf weiteres dahingestellt sein lassen.

1) Bei Kontrollversuchen mit im Autoklaven abgetöteten Samen, die dann genau so wie die anderen behandelt wurden, trat keine Wachstumserhöhung der Pilze ein.

Daß die Phosphatide den Stoffwechsel der Pilze beeinflussen, erhellt auch daraus, daß bei den Versuchen mit diesen Stoffen oft Farbstoffe in reicher Menge ausgeschieden wurden, wodurch die Kulturflüssigkeit mehr oder weniger braun gefärbt wurde. Bei den Versuchen ohne Phosphatide hingegen wurden nur in Ausnahmefällen Farbstoffe abgesondert und auch dann nur in ganz geringen Mengen.

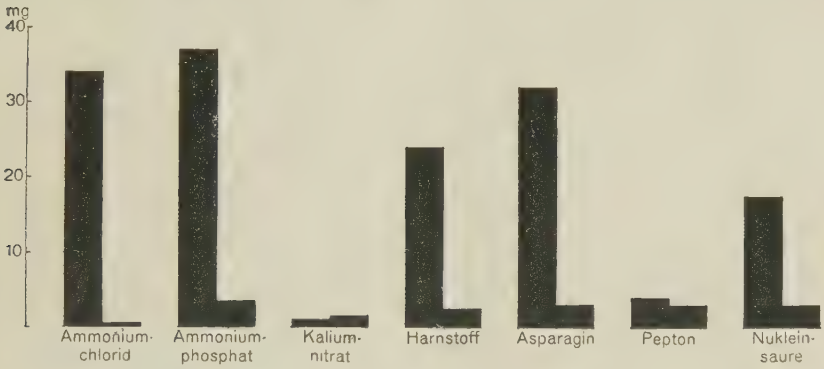

Fig. 8. Erntegewichte von *M. R. silvestris* γ in Kulturen auf verschiedenen Stickstoffquellen, mit (rechts) und ohne (links) Phosphatide.

Fig. 9. Erntegewichte von *M. R. Abietis* in Kulturen auf verschiedenen Stickstoffquellen, mit (rechts) und ohne (links) Phosphatide.

Bei den Phosphatidversuchen auf Harnstoff, Asparagin, Pepton und Nukleinsäure findet außerdem im großen und ganzen eine mehr oder weniger starke Ammoniakbildung statt[1]), wogegen bei den Versuchen ohne Phosphatide kein Ammoniak nachgewiesen werden konnte. Diese Erscheinung scheint zu bestätigen, daß die Enzymbildung der Pilze durch die Phosphatide begünstigt wird.

---

1) Mit Nesslers Reagens untersucht. Die Proben wurden in kleinen Petrischalen ausgeführt, an deren Deckel hängende Tropfen von Nesslers Reagens angebracht wurden. Der Flüssigkeit, die zu untersuchen war, wurde MgO zugesetzt (vgl. Molisch 1921, S. 65).

b) Wirkung auf *Rhizoctonia silvestris* und *M. R. atrovirens.*

Nachdem es sich gezeigt hatte, daß die eigentlichen Mykorrhizapilze in ihrem Wachstum von den aus den Samen herausdiffundierten Phosphatiden begünstigt werden, wurde eine Serie von analogen Versuchen mit *Rhizoctonia silvestris* und *M. R. atrovirens* ausgeführt.

Das Ergebnis ist in Tab. 16, 17 und Fig. 10 zusammengestellt. Wir sehen, daß sich *Rhizoctonia silvestris* ebenso verhält wie die eigentlichen Mykorrhizabildner. Bei den Phosphatidversuchen ist der Zuwachs bis 9 mal kräftiger als bei den entsprechenden Versuchen ohne Phosphatide (vgl. auch Tab. 15).

Fig. 10. Erntegewichte von *Rhizoctonia silvestris* auf verschiedenen Stickstoffquellen, mit (rechts) und ohne (links) Phosphatide.

Mit *M. R. atrovirens* (α und β) wurden nur Versuche auf NH_4NO_3 als Stickstoffquelle vorgenommen. Bei jedem von den beiden Phosphatidversuchen wurden die Samen (ganz wie bei den vorhergehenden Versuchen) aus zwei Kolben nach 6 Tagen entfernt und in zwei Kolben während der ganzen Versuchszeit belassen.

Tab. 17 zeigt uns, daß auch diese Arten von den aus den Samen herausdiffundierten Phosphatiden ganz erheblich in ihrem Wachstum begünstigt werden. Bei den Phosphatidversuchen brachte der α-Pilz $2^1/_2$- und der β-Pilz 6—8 mal mehr Trockensubstanz hervor als bei den Versuchen ohne Phosphatide.

c) Wirkung auf *Mucor Ramannianus*.

An den Wurzeln von Nadelbäumen, namentlich denen der Kiefer, treten oft Mukorazeen auf, und zwar besonders *Mucor Ramannianus* (Melin 1923 a). Möller (1903) isolierte bekanntlich von Kiefernmykorrhizen eine Anzahl von Arten; später fand Hagem (1910), daß diese ein sehr häufiges Element der an Nadelbaumwurzeln lebenden Mikroflora darstellen. Unter den von Hagem beobachteten Arten war *Mucor Ramannianus* eine von den häufigsten.

Die Boden-Mukorazeen sind echte Humuspilze (Waksman 1916, 1917) und dürften nur ganz ausnahmsweise intrazellulär in die Wurzeln eindringen (vgl. Melin 1923 a). Sie bilden keine Mykorrhiza.

Wie verhalten sich nun die an den Wurzeln auftretenden Mukorazeen zu den diffundierten Phosphatiden? Umfangreiche Versuche sind bisher nur mit *Mucor Ramannianus* angestellt worden. Sie wurden auf NH_4NO_3 und Asparagin als Stickstoffquelle und im übrigen den vorher erwähnten Versuchen analog ausgeführt (p_H zu Beginn der Versuche 5,0). Das Ergebnis war das gleiche wie bei den vorhergehenden Versuchen. Schon nach 3 Tagen waren bei den Phosphatidversuchen Massen von *Mucor*-Kolonien zu beobachten, während in den Kontrollkolben noch keine einzige Kolonie makroskopisch zu finden war. Nach 14 Tagen war das Wachstum in den letzteren noch immer äußerst gering (makroskopisch überhaupt nicht oder kaum bemerkbar), während die *Mucor*-Kolonien in den ersteren (bei Belassung oder Wegnahme der Samen) eine kräftige Entwicklung aufwiesen[1]).

Vorbereitende Versuche mit anderen saprophytischen Humuspilzen deuten an, daß außer den Mykorrhizasymbionten noch mehrere von den in der Humusdecke zu findenden Pilzen durch die Phosphatide begünstigt werden.

d) Die bei Zimmertemperatur und die bei ca. 30° C abgegebenen Phosphatide.

Bei den oben behandelten Versuchen wurden die Phosphatide aus den Samen bei Zimmertemperatur (ca. 18° C) erhalten; es

1) Asparaginversuch: In den Kontrollkolben war die Flüssigkeit noch nach 18 Tagen vollkommen klar und ohne makroskopisch wahrnehmbare Kolonien. Mikroskopisch war zu sehen, daß die zahlreichen Sporen im allgemeinen gekeimt hatten, obgleich sie nur ca. 10 μ lange Hyphen gebildet hatten. Bei den Phosphatidversuchen waren Massen von reichlich fruktifizierenden Kolonien zu finden (Trockengewicht im Durchschnitt 25 mg). Wasserstoffionenkonzentration am Ende der Versuche p_H 3,8 und 4,2 (ohne bzw. mit Phosphatiden).

konnte sich daher nur um wasserlösliche Phosphatide handeln. Man fragt sich nun, wie sich die Pilze zu den bei höheren Temperaturen abgegebenen Phosphatiden verhalten. Nach den Untersuchungen Hansteen-Cranners diffundieren, wie bereits oben erwähnt, bei einer Temperatur von ca. 30° C außer wasserlöslichen auch unlösliche Phosphatide.

In letzterer Hinsicht wurden bisher nur zwei Arten untersucht, nämlich *Boletus variegatus* und *M. R. silvestris β.* Nachdem die Kolben mit der Nährlösung (Stickstoffquellen: $(NH_4)_2HPO_4$ und Pepton) sterilisiert worden waren, wurden in jeden Kolben zehn aseptische Samen von *Pinus montana* gebracht. Die Hälfte der Kolben wurde 5 Tage hindurch bei einer Temperatur von ca. 30° C gehalten, die andere 10 Tage hindurch bei Zimmertemperatur. Hierauf wurden die Samen aus den Kolben entfernt. Wasserstoffionenkonzentration zu Beginn des Versuches: $p_H = 5{,}1$ (Pepton) und 4,8 (Ammoniumphosphat).

Das Ergebnis der Versuchsserie ist in Tab. 18 zusammengestellt.

Wir sehen, daß der Zuwachs der untersuchten Pilze im großen und ganzen gleich ist, gleichgültig ob die Phosphatide bei Zimmertemperatur oder bei ca. 30° C erhalten wurden. Man könnte aus diesem Grunde zu der Annahme neigen, daß die in Wasser unlöslichen Phosphatide keine günstige Wirkung ausüben. Um aber diese Frage endgültig entscheiden zu können, sind noch weitere Versuche erforderlich.

e) Sind die Phosphatide direkte Nährstoffe der Pilze?

Schon die Tatsache, daß eine geringe Menge von Phosphatiden eine sehr kräftige Wachstumserhöhung hervorruft, scheint a priori zu zeigen, daß die Phosphatide für die Pilze keine Nährstoffe im gewöhnlichen Sinne sind, sondern daß sie hauptsächlich den Stoffwechsel katalytisch beeinflussen, also eine der Wirkung der B-Vitamine (aus Hefe) auf *Saccharomyces* und *Penicillium* ganz analoge Erscheinung (Lepeschin 1924).

Würden die Phosphatide als direkte Nährstoffe verwendet, so würden sie wohl am ehesten die Kohlenstoff- und Stickstoffquelle der Pilze bilden.

Versuche auf stickstoffreiem Substrat. Um zu ermitteln, ob sich die Mykorrhizapilze mit dem Stickstoff der Phosphatide als alleiniger Stickstoffquelle begnügen können, unternahm ich Versuche in stickstoffreien Nährlösungen (bezüglich der Zusammensetzung derselben siehe oben) mit Phosphat-Puffer. In die halbe

Anzahl der Kolben wurden 10 aseptische Samen von *Pinus montana* gelegt, nach 10 Tagen wieder entfernt und hierauf Myzel eingeführt. Die Kolben wurden unter große, geschlossene Glasglocken gestellt, durch die mittels Aspirator ein ständiger Luftstrom geleitet wurde, der durch konzentrierte Schwefelsäure von Ammoniak befreit worden war. Der Versuch dauerte 4 Monate.

Wie aus Tab. 19, in der das Ergebnis zusammengestellt ist, erhellt, ist der Zuwachs sehr gering, und zwar auch in den Fällen, in denen die Nährflüssigkeiten Phosphatide enthielten. Man dürfte demnach annehmen können, daß die Mykorrhizapilze nicht imstande sind, ihren Stickstoffbedarf mit den Phosphatiden als alleiniger Stickstoffquelle zu decken [1]).

Daß sie sich nicht mit den Phosphatiden als alleiniger Kohlenstoffquelle begnügen können, scheint aus Tab. 27 zu erhellen, in der Versuche zusammengestellt sind, die eigentlich zu dem Zwecke ausgeführt wurden, um den Wert organischer Stickstoffverbindungen als C-Quelle zu ermitteln. Da indessen praktisch überhaupt kein Wachstum zu konstatieren war, so dürfte man daraus schließen können, daß sich auch die Phosphatide unter diesen Umständen nicht als C-Quelle verwerten ließen.

Versuche mit verschiedener Samenzahl. Um in die Frage der Bedeutung der Phosphatide noch etwas mehr Licht zu bringen, habe ich versucht, zu bestimmen, wie verschiedene Mengen dieser Stoffe das Wachstum beeinflussen. Derartige Untersuchungen sind freilich recht schwer auszuführen, da man in die Kolben nicht gleichzeitig aseptische und exakt quantitativ bestimmte Phosphatidmengen bringen kann. Ich glaubte jedoch von der Annahme ausgehen zu können, daß in derselben Weise behandelte Samen oder Keimlinge von einem bestimmten Typus im Durchschnitte dieselben Phosphatidmengen abgeben. Die individuellen diesbezüglichen Variationen war ich nicht in der Lage festzustellen.

Ich führte Versuchsserien aus, deren Samenzahl zwischen 0 und 20 variierte [2]), und zwar folgende:

1. *Boletus variegatus.* Stamm seit $1^1/_2$ Jahren in Kultur. Die aseptischen Samen von *Pinus silvestris* (Keimbarkeit 94 %) waren 19 Tage lang auf Platten mit Wasseragar gelegen. Bei Serie A wurden die Samen nach 7 Tagen aus den Kolben entfernt (Tab. 20).

---

1) Im Zusammenhange hiermit sei erwähnt, daß die Pilze außerstande sind, auf Lecithin als alleiniger Stickstoffquelle in Flüssigkeitskulturen zu wachsen (vgl. Tab. 26).

2) Versuche mit 40 und 80 Samen mißglückten infolge Infektion.

2. *B. luteus.* Stamm seit $2^3/_4$ Jahren in Kultur. Die aseptischen *P. silvestris*-Samen (Keimbarkeit 94 %) waren 12 Tage lang auf Platten mit Wasseragar gelegen. Bei Serie A wurden die Samen nach 6 Tagen aus den Kolben entfernt (Tab. 21).

3. *B. luteus.* Stamm seit $2^5/_6$ Jahren in Kultur. Die aseptischen Samen (*P. silvestris*, Keimbarkeit 94 %) waren nach dem Auswaschen direkt in die Kolben gebracht worden. Bei Serie A wurden die Samen nach 6 Tagen aus den Kolben entfernt (Tab. 22).

4. *B. luteus.* Benützt wurden Samen von *P. montana* (Keimbarkeit 95 %); im übrigen genau wie beim vorhergehenden Versuche (Tab. 23).

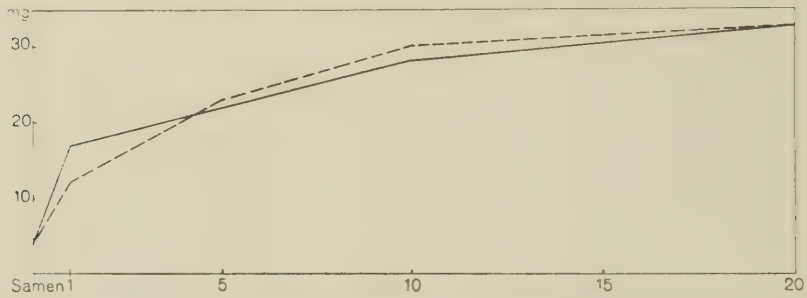

Fig. 11. Wachstum von *Boletus variegatus* auf Pepton als N-Quelle mit Phosphatiden aus einer verschiedenen Anzahl von Kiefernsamen. Samen weggenommen (— — —) oder während des ganzen Versuches in den Kolben (———). Tab. 20.

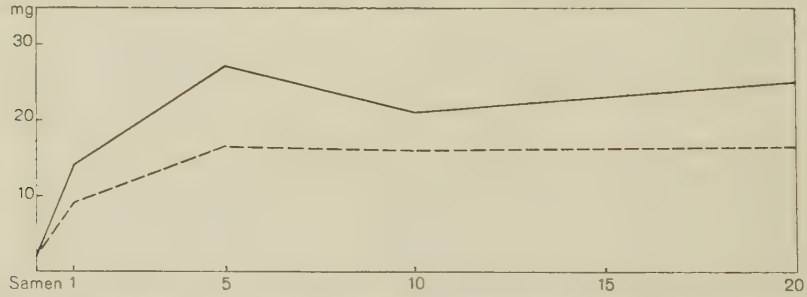

Fig. 12. Wachstum von *Boletus luteus* auf Ammoniumphosphat als N-Quelle mit Phosphatiden aus einer verschiedenen Anzahl von Kiefernsamen. Samen weggenommen (— — —) oder während des ganzen Versuches in den Kolben (———). Tab. 21.

5. *Rhizoctonia silvestris.* Stamm seit $4^3/_4$ Jahren in Kultur. Samen von *P. silvestris.* Behandlung wie oben; in der ganzen Serie wurden die Samen jedoch nach 8 Tagen entfernt (Tab. 24).

Die Ergebnisse sind aus den Tab. 20—24 und den Fig. 11—14 zu ersehen.

Unter den Versuchen mit den eigentlichen Mykorrhizapilzen verhielten sich die mit Samen von Agarplatten (Tab. 20, 21) etwas anders als diejenigen, bei welchen die aseptischen Samen nach der

Sterilisation direkt eingeführt wurden (Tab. 22, 23). Bei ersteren Versuchen finden wir sowohl in den A- als in den B-Serien (Fig. 11, 12), daß schon die Quantität von Phosphatiden, die ein Samen abgegeben hat, den Zuwachs äußerst günstig beeinflußt hat. Die Zuwachssteigerung ist in den Fällen, in denen die Samen während der ganzen Versuchszeit im Kolben liegen blieben[1]), etwas größer als in denjenigen, in welchen die Samen vor der Einführung des Myzels entfernt wurden. Fünf Samen bewirken einen ungefähr doppelten Zuwachs. Eine weitere Erhöhung der Samenzahl hingegen verursacht keine oder nur eine ganz unerhebliche neuerliche Steigerung der Wachstumsintensität.

Bei den B-Serien der in Tab. 22 und 23 mitgeteilten Versuche finden wir schon bei Zusatz eines Samens eine kräftige Wachstumserhöhung, dagegen nicht bei den A-Serien, denn hier erfolgt eine Steigerung erst nach Zusatz von fünf Samen. Dieser Unterschied

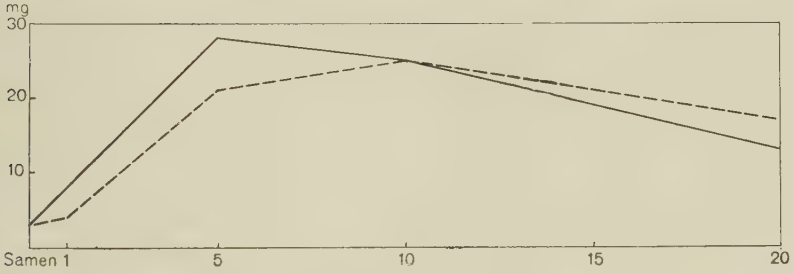

Fig. 13. Wachstum von *Boletus luteus* auf Ammoniumnitrat als N-Quelle mit Phosphatiden aus einer verschiedenen Anzahl von Samen (*Pinus silvestris*). Samen weggenommen (— — —) oder während des ganzen Versuches in den Kolben (———). Tab. 22.

gegenüber dem vorhergehenden Versuche (Tab. 20, 21) ist aber nur scheinbar. Der Umstand, daß bei diesen A-Serien ein einziger Samen im Verlaufe von 6 Tagen keine genügenden Phosphatidmengen abgab, dürfte darauf zurückzuführen sein, daß die stark ausgetrockneten Samen zum Quellen eine ziemlich lange Zeit benötigten, so daß daher wahrscheinlich nur geringe Mengen von Phosphatiden herausdiffundieren konnten. Die Phosphatidabgabe hängt offenbar stark vom Zustande der Samen ab.

Im übrigen zeigen die Kurven in Fig. 13 und 14 im großen und ganzen denselben Verlauf wie die in Fig. 11 und 12, sofern man von der Zuwachsverminderung von 20 Samen in Fig. 13 absieht. Wie sich letztere erklären läßt, lasse ich vorläufig dahingestellt.

1) Da sich die Pilzkolonien an der Oberfläche entwickelten, kamen sie bei den Versuchen mit Samen im allgemeinen nicht in direkte Berührung mit diesen.

Bei den Versuchen mit *Rhizoctonia silvestris* (Tab. 24) trat durch einen Samen eine sehr kräftige Steigerung der Zuwachskurve ein; die betreffende Kurve nimmt hierauf einen horizontalen Verlauf an, ganz unabhängig von der Samenanzahl (5—20).

Aus den zuletzt referierten Versuchen erhellt, daß die aus Kiefern- und Fichtensamen herausdiffundierten Phosphatide schon in sehr verdünnten Lösungen das Wachstum der Wurzelpilze anregend beeinflussen. Wenn man annimmt, daß die Konzentration der Phosphatide bis zu einem gewissen Grade der Samenanzahl proportional ist, so erhellt aus den Versuchen ferner, daß die für die Pilze optimale Konzentration rasch erreicht wird und daß danach keine weitere Steigerung des Wachstums der Pilze zu erreichen ist.

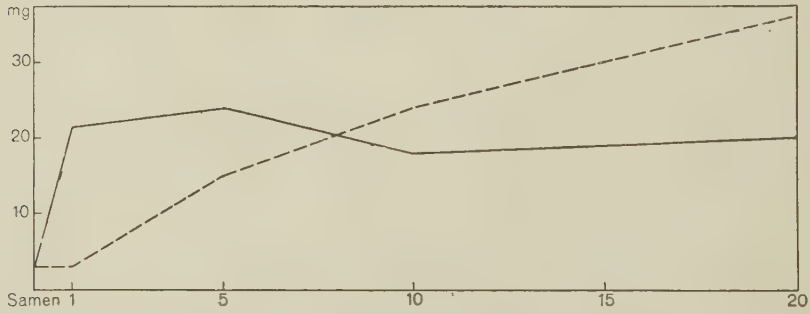

Fig. 14. Wachstum von *Boletus luteus* auf Ammoniumnitrat als N-Quelle mit Phosphatiden aus einer verschiedenen Anzahl von Samen (*Pinus montana*). Samen weggenommen (— — —) oder während des ganzen Versuches in den Kolben (———). Tab. 23.

Die Phosphatide scheinen demnach auf die Wurzelpilze eine ähnliche Wirkung auszuüben wie die B-Vitamine (aus Hefe) auf *Saccharomyces* und *Penicillium* (Lepeschin 1924). Lepeschin, der fand, daß diese das Wachstum der erwähnten Pilze hochgradig anregten, konstatierte, daß bei einer Steigerung der Vitaminkonzentration über 0,001% keine weitere Wachstumserhöhung der *Saccharomyces* zu erzielen war. Er sagt daher (l. c. S. 166): "It appears, therefore, that the yeast requires only a small quantity of vitamin, and that it is useless to increase the quantity."

Statt der Samen wurden zwecks Erhalt von Phosphatiden auch aseptische Keimpflänzchen benützt; hierbei war dieselbe anregende Wirkung auf das Wachstum zu konstatieren.

4. Das Verhalten zu verschiedenen Stickstoffquellen.

a) Assimilieren die Pilze den freien Stickstoff der Luft?

Das Verhalten der Pilze zum freien Stickstoff der Luft ist während der letzten Jahrzehnte Gegenstand einer großen Anzahl von Untersuchungen gewesen. Hierbei wurden in den meisten Fällen recht widersprechende Resultate erhalten. Einzelne Forscher sind der Ansicht, daß die Fähigkeit, den atmosphärischen ungebundenen Stickstoff zu assimilieren, in dieser Pflanzengruppe sehr verbreitet ist, andere dagegen haben diesbezüglich im großen und ganzen negative Resultate erhalten. Die Arten, bei denen man eine Stickstoffbindungsfähigkeit angenommen hat, gehören u. a. folgenden Pilzarten an: *Alternaria, Aspergillus, Cladosporium, Hormodendrum, Macrosporium, Penicillium* und *Phoma* (Saida 1901; Ternetz 1907; Fröhlich 1908; Stahel 1911; Peklo 1913). Bei den meisten von diesen haben aber andere Forscher, wie erwähnt, völlig negative Ergebnisse erhalten.

Das Problem der Bindung des molekularen Stickstoffes durch Pilze ist unlängst von Duggar und Davis (1916) einer kritischen Prüfung unterzogen worden; die beiden Verfasser erörtern auch eingehend die bei derartigen Untersuchungen vorkommenden Fehlerquellen. Bei *Aspergillus niger, Macrosporium commune, Penicillium digitatum, P. expansum* und *Glomerella Gossypii* konnten sie keine Stickstoffbindung nachweisen. In Kulturen von *Phoma Betae* erfolgte dagegen eine deutliche Stickstoffbindung, wenn diese auch bedeutend geringer war als in entsprechenden *Azotobacter*-Kulturen. Duggar und Davis sind der Ansicht, daß die Fähigkeit, den freien Stickstoff der Luft zu assimilieren, bei den Pilzen sehr selten zu finden ist. Nach ihrer Meinung ist *Phoma* die einzige Pilzart, von der man bisher in Reinkulturen mit Sicherheit stickstoffbindende Arten hat nachweisen können, nämlich *Ph. Betae* und die bei Erikazeen mykorrhizabildende *Ph. radicis.*

Wie verhalten sich nun die bei Bäumen mykorrhizabildenden Hymenomyzeten zum freien Stickstoff der Luft? Können sie wie die bei Erikazeen mykorrhizabildende *Phoma radicis* den molekularen Stickstoff binden?

Ich habe folgende sechs Mykorrhizapilze auf stickstoffreiem Substrat gezüchtet: *Boletus luteus, B. variegatus, M. R. silvestris* α (Stamm vom Bredmossen, Melin 1923 a), *M. R. silvestris* β, *M. R. silvestris* γ und *M. R. Abietis.* Außerdem wurden *Rhizoctonia silvestris* und *M. R. atrovirens* untersucht.

Als Nährlösung wurde folgende benützt[1]):

1000 ccm dest. Wasser
5 g Glukose
0,5 g KH_2PO_4
0,5 g $MgSO_4$
10 Tropfen 1 %iger $FeCl_3$-Lösung.

Parallel wurden Versuche mit und ohne Phosphatpuffer unternommen. Die Kolben wurden unter Glasglocken gehalten, durch die mittels Aspirator ein in H_2SO_4 gereinigter Luftstrom geleitet wurde. In die Kolben wurde Myzel oder sehr kleine, von Myzel durchwachsene Agarstücke (Trockengewicht weniger als 0,1 mg) inokuliert. Die Versuche dauerten 2—6 Monate. Zimmertemperatur.

Wie aus Tab. 25 erhellt, war das Wachstum in allen Fällen sehr gering. Nach 2 Monaten wiesen die Kolonien keinen weiteren Zuwachs auf und die vorher ziemlich gut entwickelten Lufthyphen fielen zusammen[2]).

Wie bereits erwähnt, erhöhte sich der Zuwachs in den Fällen, in denen Phosphatide zugesetzt wurden, nicht (vgl. Tab. 19).

Auch *Rhizoctonia silvestris* und *M. R. atrovirens* α weisen in stickstoffreier Nährlösung eine sehr schwache Entwicklung auf (Tab. 25) und stellen nach ca. 2 Monaten ihr Wachstum ein.

Daraus war also der Schluß zu ziehen (vgl. auch Melin 1921, S. 201), daß in den benützten Nährlösungen keine Assimilation des freien Luftstickstoffes erfolgt war, und zwar weder von seiten der Mykorrhizapilze noch von seiten des *M. R. atrovirens*.

b) Das Verhalten zu anorganischen und organischen Stickstoffverbindungen.

Die eigentlichen Mykorrhizapilze. Bei meinen ersten Kulturversuchen wiesen die Mykorrhizapilze auf verschiedenen Stickstoffquellen im großen und ganzen nur ganz unerhebliche Unterschiede in ihrem Wachstum auf; dies war darauf zurückzuführen, daß sie sich, wie erwähnt, auf synthetischen Nährböden ohne Phosphatide schwach entwickelt hatten. Es ließ sich jedoch auf Nährgelatine zeigen, daß sich die isolierten Stämme von *M. R. silvestris* α und β auf Nukleinsäure (aus Hefe), ferner *M. R. silvestris* γ und *M. R.*

1) Chemikalien von Merck; stickstoffrei.

2) Versuche zur Bestimmung des Stickstoffgehaltes wurden nur bei *Boletus luteus* vorgenommen. Wegen der geringen Substanzquantitäten (zwei Kolben) konnte der Stickstoff aber nur schätzungsweise bestimmt werden, nämlich auf ca. 1,3 % (Methode nach Dumas und Pregl).

Abietis auf Ammoniumzitrat gut entwickelten (Melin 1921, S. 201). Erst nach der Entdeckung der großen Bedeutung der Phosphatide für das Wachstum ließen sich erfolgreiche Versuche ausführen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen will ich hier kurz mitteilen.

In Tab. 26 sind einige Versuchsserien mit vier von den eigentlichen Mykorrhizapilzen auf verschiedenen anorganischen und organischen Stickstoffverbindungen zusammengestellt. Als Substrat wurde die oben (S. 32) erwähnte Nährlösung mit Phosphatpuffer benützt. Als Stickstoff wurde eine 0,05 % NH_4Cl entsprechende Quantität (Ausnahme bei Versuch 2 mit Nukleinsäure) zugesetzt. Phosphatide wurden aus zehn aseptischen Samen von Kiefern oder Fichten (*Pinus silvestris* für *Boletus variegatus*, *M. R. silvestris* β und γ; *Picea Abies* für *M. R. Abietis*) gewonnen [1]), die nach 6 Tagen wieder aus den Kolben entfernt wurden (vgl. oben).

Um in der Tabelle einen direkten Vergleich zu ermöglichen, wurde der höchste Wert für den Ertrag jeder Art gleich 100 gesetzt.

Die Versuche zeigen, daß die Ammoniumsalze der anorganischen Säuren sehr gute Stickstoffquellen für die Mykorrhizapilze sind. Sowohl auf Ammoniumchlorid als auf Ammoniumphosphat entwickelten sich die vier untersuchten Arten kräftig. Man darf aber hierbei nicht vergessen, daß infolge des Verbrauches des Kations (NH_4) eine Anhäufung von freier Säure erfolgte, die bald zu einer ungünstigen Wasserstoffionenkonzentration führte (vgl. oben). Die angegebenen Zuwachswerte sind deshalb, relativ betrachtet, als zu niedrig zu bezeichnen.

Unter den Ammoniumsalzen der organischen Säuren hat sich Ammoniumzitrat als eine gute Stickstoffquelle erwiesen, namentlich für *M. R. silvestris* γ und *M. R. Abietis* (Gelatineversuche). Von den Ammoniumsalzen der anderen Oxysäuren habe ich nur Ammoniumtartrat und Ammoniumoxalat (Gelatine-Versuch) zu benützen versucht; diese konnten dagegen nicht oder schwach verwertet werden.

Im Zusammenhange damit sei erwähnt, daß sich Ammoniumhumat bei Gelatineversuchen als eine sehr gute N-Quelle für *M. R. silvestris* α (Rassen aus Upsala und Holland) erwiesen hat [2]).

Bezüglich der Assimilation von Nitraten zeigten die Versuche, daß sich die einzelnen Arten verschieden verhalten. So entwickelten sich *Boletus variegatus* und *M. R. silvestris* β mit Kaliumnitrat als

1) Die Samen waren nach dem Beizen und Auswaschen bis zu 10 Tagen auf Agarplatten gelegen.

2) Ammoniumhumat wurde aus Humussäure hergestellt, die Prof. S. Odén aus Torf dargestellt hatte.

einziger N-Quelle gut, *M. R. silvestris* γ und *M. R. Abietis* dagegen nicht oder nur schwach. Daß das Nitrat von den beiden ersterwähnten wirklich assimiliert wurde, erhellt auch daraus, daß sich die p_H der Lösungen im Laufe der Untersuchungen in neutraler Richtung verschob.

Boletus luteus verhält sich Nitraten gegenüber ganz wie *B. variegatus*. Bei den obenerwähnten Versuchsserien mit *B. luteus* auf Ammoniumnitrat als N-Quelle (Tab. 22, 23) verhielt sich diese Art jedoch in einzelnen Fällen verschieden. Bei den Versuchen mit kleinen Phosphatidquantitäten verbrauchte sie ebenso wie beim Kontrollversuche mehr NH_4- als NO_3-Ionen, und die Reaktion wurde aus diesem Grunde saurer als vorher; bei den Versuchen mit größeren Phosphatidmengen dagegen wurden entweder beide Ionenarten in gleicher Menge verbraucht oder das Anion NO_3 stärker als das Kation NH_4. Die Wasserstoffionenkonzentration veränderte sich in diesen Fällen nicht oder sie verschob sich nach neutral. Wie dieser Unterschied zu erklären ist, bleibe vorläufig dahingestellt.

Hagem (1910) hat bekanntlich nachgewiesen, daß bei der Nitratassimilation der Mukorineen eine Reduktion der Nitrate über Nitrite zu Ammoniak stattfindet. Er zog hieraus den Schluß (l. c. S. 94), daß nur die Pilze, die zu einer derartigen Reduktion imstande sind, diese hochoxydierten Verbindungen als alleinige Stickstoffquelle verwerten können. Bei meinen Pilzkulturen konnte ich kein Nitrit nachweisen [1]) und ich kann mich daher zur Frage, ob die Nitrate auf die Weise assimiliert werden, wie sie Hagem bei den Mukorineen gefunden hat, nicht äußern.

Unter den Amiden wurden Harnstoff und Acetamid versucht. Es zeigte sich hierbei, daß Harnstoff eine sehr gute Stickstoffquelle für die vier Arten ist [2]), während Acetamid nur schwer verwertet wird. Auf Harnstoff bildet sich Ammoniak, und zwar wahrscheinlich in der Form von Ammoniumkarbonat; die Reaktion der Lösungen verschiebt sich aus diesem Grunde in neutraler Richtung. Dies zeigt das Vorhandensein von Urease an. Bei den Versuchen mit Acetamid war dagegen keine Ammoniakbildung nachzuweisen und daraus dürfte man wohl den Schluß ziehen können, daß ein dieses Amid spaltendes Enzym fehlt.

---

1) Bei Flüssigkeitskulturen wurde als Reagens Indol-Schwefelsäure benützt (Groenewege 1920). Außerdem wurde die Jodkalium-Stärke-Reaktion mit Kulturen auf Malzgelatine (5 % Malzextrakt) unter Zusatz von 0,1 % Stärke (amyl. solub.) und 0,1 % KNO_3 ausgeführt. Beide lieferten negative Resultate.

2) Infolge einer weniger günstigen Anfangs-p_H in den Lösungen müssen die in Tab. 26 angegebenen Zuwachswerte als etwas zu niedrig betrachtet werden.

Im Zusammenhange mit Harnstoff wurden Guanin und Hypoxanthin untersucht, die, wie die amerikanischen Forscher Schreiner und Shorey gezeigt haben, als Zerfallsprodukte von Nukleinsäuren im Humus vorkommen. Beide sind für *M. R. silvestris β* gute N-Quellen; was die übrigen Arten betrifft, so haben sie sich dagegen als einzige N-Quelle ziemlich unbrauchbar erwiesen. Bei den Versuchen mit *M. R. silvestris γ* und *M. R. Abietis* auf Guaninhydrochlorid konnte jedoch eine deutliche NH_3-Bildung nachgewiesen werden.

Unter den Aminosäuren ist Asparagin eine sehr gute Stickstoffquelle für *M. R. silvestris β* und *γ*. Die Assimilation erfolgt unter Ammoniakbildung und dies deutet das Vorhandensein eines desamidierenden Enzyms an. Von den anderen untersuchten Aminosäuren haben Leucin, Tyrosin und Cystin als einzige N-Quelle für die vier Pilze gar keinen oder nur einen geringen Wert. Glykokoll verursachte nur bei *M. R. silvestris β* ein gutes Wachstum.

Mit Asparagin als einziger C- und N-Quelle konnten die Pilze nicht gedeihen (Tab. 27).

Die Hefenukleinsäure bildet für die vier untersuchten Mykorrhizapilze eine sehr gute N-Quelle. Dies ist namentlich aus dem Grunde sehr interessant, weil Nukleinsäuren als Abbauprodukte von Nukleoproteiden im Humus vorkommen (Schreiner und Shorey 1910; Schreiner 1912). In den Kulturen wurde eine NH_3-Bildung nachgewiesen; bei den Versuchen mit *Boletus variegatus* und *M. R. silvestris β* erfolgte infolgedessen eine Verschiebung der p_H in neutraler Richtung. Hieraus kann man schließen, daß außer Nuklease auch ein die gebildeten Purinbasen desamidierendes Enzym vorkommt.

Als alleinige C- und N-Quelle ließ sich die Hefenukleinsäure von den vier Pilzen nicht verwerten (vgl. Tab. 27).

An Eiweißstoffen wurden Pepton und Legumin untersucht. Außerdem wurde das Verhalten der Pilze zur Gelatine untersucht. Pepton ist für *Boletus variegatus* und *M. R. silvestris β* eine sehr gute N-Quelle. Obgleich *M. R. silvestris γ* und *M. R. Abietis* ein weniger kräftiges Wachstum aufwiesen, so muß man doch wegen der Ammoniakbildung auf eine Assimilation schließen.

Bezüglich Legumin verhalten sich auch einzelne Mykorrhizapilze verschieden. Für *M. R. silvestris β* und *M. R. Abietis* muß nämlich Legumin als eine sehr gute Stickstoffquelle betrachtet werden. *Boletus variegatus* und *M. R. silvestris γ* dagegen entwickeln sich weniger gut, obgleich doch eine Assimilation unter Ammoniakspaltung stattfindet.

Proteolytische Enzyme werden von allen von mir untersuchten Pilzen gebildet, und zwar sowohl Proteinasen als Peptasen. Die durch letztere gebildeten Aminosäuren werden durch Desamidasen unter Bildung von Ammoniak abgebaut.

Daß die Mykorrhizapilze proteolytische Enzyme bilden, läßt sich im allgemeinen auch leicht in Gelatinekulturen zeigen, in denen unter gewissen Umständen eine starke Verflüssigung der Gelatine stattfindet. Der folgende Versuch soll diese Erscheinung illustrieren:

Reagenzgläser mit Nährgelatine: 1 % Pepton, 0,05 % KH_2PO_4, 0,05 % $MgSO_4$, 1 Tropfen 1 %iger $FeCl_3$-Lösung (pro 100 ccm), 10 % Gelatine. Zimmertemperatur (16—18° C). Schwaches diffuses Tageslicht.

Nach 3 Wochen war die Gelatine um die Kolonien herum von folgenden Arten vollkommen verflüssigt:

Boletus variegatus,
„ *luteus*,
„ *badius*,
„ *granulatus*,
„ *elegans*,
M. R. silvestris α (Stamm vom Bredmossen) und
Tricholoma flavobrunneum [1]).

Sämtliche Arten außer *B. luteus* (Wachstum x) und *B. elegans* (Wachstum xxx) wiesen ein sehr geringes Wachstum auf. Die beiden erwähnten Arten bildeten kräftig NH_3, während bei allen anderen Versuchen mit Nesslers Reagens keine oder nur eine schwache Ammoniakreaktion erhalten wurde.

Bei der erwähnten Versuchsserie war die Gelatine von folgenden Arten nicht verflüssigt worden:

M. R. silvestris β,
„ „ „ γ und
„ „ *Abietis*.

Auf anderen Gelatine-Nährsubstraten können aber auch diese Arten eine starke Verflüssigung der Gelatine verursachen [2]).

Besonders interessant ist die Tatsache, daß *Boletus elegans* auf Peptongelatine (ohne Kohlenhydrate) ein gutes und *B. luteus* ein ziemlich gutes Wachstum zeigt. Dies beweist nämlich, daß sich

1) Auch *Tricholoma virgatum* verursachte in den direkt von Fruchtkörperstücken stammenden Kulturen auf Dekoktgelatine (Melin 1924 b, S. 87) eine starke Verflüssigung.

2) *M. R. silvestris* β und γ verursachten z. B. auf Humusdekokt-Gelatine, *M. R. Abietis* beispielsweise auf Malzgelatine eine starke Verflüssigung der Gelatine. Im allgemeinen wird aber die Gelatine von diesen Arten nicht verflüssigt.

wenigstens einzelne Mykorrhizapilze mit Eiweißstoffen als alleiniger C- und N-Quelle begnügen können. Auf Pepton als einziger C- und N-Quelle wiesen dagegen *Boletus variegatus, M. R. silvestris* β und γ, sowie *M. R. Abietis* in Flüssigkeitskulturen mit Phosphatiden kein Wachstum auf (Tab. 27).

Zusammenfassend läßt sich über die Stickstoffnahrung der Mykorrhizapilze folgendes sagen:

1. Für alle untersuchten Arten sind die Ammoniumsalze der anorganischen Säuren, ferner Harnstoff und Nukleinsäure sehr gute N-Quellen.

2. Gute Stickstoffquellen sind außerdem für
Boletus variegatus: Kaliumnitrat und Pepton;
M. R. silvestris β: Kaliumnitrat, Guaninhydrochlorid, Hypoxanthinhydrochlorid, Glykokoll, Asparagin und Pepton;
M. R. silvestris γ: Asparagin;
M. R. Abietis: Legumin.

3. Obwohl proteolytische Enzyme, Nuklease und desamidierende Enzyme bei allen untersuchten Mykorrhizapilzen zu finden sind, so ist es doch augenscheinlich, daß sich diese bei den einzelnen Arten sowohl qualitativ als quantitativ verschieden verhalten können. Die Annahme, daß die einzelnen Mykorrhizapilze nicht gleich große Mengen der einzelnen Enzyme bilden, wird auch durch die im Folgenden angeführte quantitative Untersuchung über die in den Fruchtkörpern einiger bekannten Mykorrhizapilze vorkommenden Enzyme gestützt.

Rhizoctonia silvelstris und *M. R. atrovirens.* Aus Tab. 28 erhellt, daß *Rhizoctonia silvestris* bezüglich der Stickstoffquelle weniger anspruchsvoll ist als die eigentlichen Mykorrhizapilze. Sie entwickelt sich sowohl auf anorganischen als auch auf den meisten untersuchten organischen Stickstoffverbindungen gut. Unter den Aminosäuren sind jedoch Glykokoll und Leucin weniger günstig als Asparagin und Tyrosin.

Auch *M. R. atrovirens* α gedeiht auf sämtlichen untersuchten anorganischen und organischen Stickstoffquellen im allgemeinen gut.

Die Pilze bilden sowohl proteolytische als desamidierende Enzyme. Bei den in Tab. 28 mitgeteilten Versuchen auf organischen Stickstoffverbindungen ließ sich zwar im allgemeinen mit Nesslers Reagens kein Ammoniak nachweisen, dies dürfte jedoch darauf zurückzuführen sein, daß das gebildete Ammoniak sofort verbraucht wurde. Bei den Versuchen ohne Kohlenhydrate entstand dagegen ein großer Ammoniaküberschuß; dies erhellt auch aus der starken Verschiebung der p_H in alkalischer Richtung (Tab. 29).

Sowohl *Rhizoctonia silvestris* als *M. R. atrovirens* (α und β) verflüssigen die Gelatine stark [1]).

Auf organischen Stickstoffverbindungen als alleinigen N- und C-Quellen fand in Flüssigkeitskulturen nur ein relativ schwaches Wachstum statt. Auf Pepton-Gelatine (1 % Pepton) ohne Kohlenhydrate dagegen entwickelte sich sowohl *Rhizoctonia silvestris* als *M. R. atrovirens* (α und β) sehr gut.

c) Die Aktivität von proteolytischen und verwandten Enzymen einiger als Mykorrhizenpilze bekannten Hymenomyzeten [2]).

Wie oben betont wurde, erzeugen die untersuchten eigentlichen Mykorrhizenpilze proteolytische Enzyme (Proteinase und Peptase), Nuklease und desamidierende Enzyme (u. a. Urease und Desamidase). Aus den Kulturversuchen scheint nun hervorzugehen, daß die betreffenden Enzyme oder Enzymgruppen bei den einzelnen Arten verschieden aktiv sind. Eine quantitative Untersuchung über die Enzyme des vegetativen Myzels ist jedoch nicht ausgeführt worden. Infolge ihres langsamen Wachstums in Reinkulturen ist es ziemlich schwer, eine für quantitativ enzymatische Untersuchungen genügende Menge von vegetativem Myzel der betreffenden Mykorrhizenpilze zu erhalten. Es erscheint mir auch sehr fraglich, ob schwachwüchsige Kulturen dieselben enzymatischen Verhältnisse wie die Myzelien des Waldbodens aufweisen.

Um mir aber trotzdem eine Auffassung von der Aktivität der genannten Enzyme verschiedener Arten bilden zu können, untersuchte ich dieselbe bei jungen Fruchtkörpern. Zeller (1916) hat eine enzymatische Studie über *Lenzites saepiaria* gemacht und hierbei nachgewiesen, daß die Enzyme des vegetativen Myzels im großen und ganzen aktiver sind als die der Fruchtkörper. Selbst wenn dies auch bei den hier untersuchten Hymenomyzeten der Fall ist, dürfte man wohl annehmen können, daß das Verhältnis der verschiedenen Arten bezüglich der Enzymaktivität in dem vegetativen Myzel im großen und ganzen dasselbe ist wie in den Fruchtkörpern.

Folgende als Mykorrhizenpilze bekannten Hymenomyzeten sind untersucht worden:

---

1) Auf Pepton-Gelatine (vgl. oben) wird die Gelatine nur von *M. R. atrovirens* β verflüssigt; dagegen verursachen beispielsweise auf Malzgelatine (mit etwas Nitrat) auch *Rhizoctonia silvestris* und *M. R. atrovirens* α eine starke Verflüssigung der Gelatine.

2) Dieser Abschnitt ist eine Zusammenfassung einer früheren Mitteilung von Melin und Helleberg (1925).

1. *Boletus luteus L.*
2. *B. variegatus Sw.*
3. *B. elegans Schum.*
4. *Amanita muscaria Fr.*
5. *Lactarius deliciosus L.*
6. *Russula rubra Fr.*[1]).

Nachdem die Fruchtkörper eingesammelt waren, wurden sie sofort sorgfältig gereinigt und die Oberhaut des Hutes, meistens auch die Lamellen und Röhren der Hutunterseite, weggenommen. Sie wurden dann im Mörser mit etwas Toluol zerrieben. Die dabei erhaltene breiartige Masse wurde in Flaschen aufbewahrt.

Die Pilze sind alle im September 1924 gesammelt worden. Das Material stammte aus der Umgebung von Stockholm, mit Ausnahme von *B. variegatus*, der in Ångermanland (Anundsjö) im nördlichen Schweden gesammelt wurde. Die Untersuchung wurde in den Monaten Oktober und November desselben Jahres ausgeführt.

Durch den Toluolzusatz wurden die Hyphenzellen abgetötet und eine genügende Menge Flüssigkeit diffundierte aus letzteren heraus. Diese Flüssigkeit wurde in Büchnertrichter abgesogen und dann direkt zur Untersuchung benutzt. Da der Wassergehalt der Fruchtkörper verschiedener Arten nicht erheblich schwankt, sind die auf diese Weise erhaltenen Enzymdispersionen miteinander vergleichbar. Zu jedem Versuche wurden 5 ccm Enzymdispersion verwendet.

Die Versuche dauerten alle über 7 Tage und wurden bei Zimmertemperatur (etwa 18° C) ausgeführt, und zwar jeder Versuch doppelt. In den Lösungen wurde eine bestimmte Wasserstoffionenkonzentration hergestellt und zwar p_H 4,5. Als Puffer diente eine 5%ige Phosphatlösung.

Proteolytische Enzyme. Proteolytische Enzyme sind bei ziemlich vielen Hymenomyzeten nachgewiesen worden, und zwar nicht nur in Reinkulturen, sondern auch in Auszügen von Fruchtkörpern. Hierbei wurden sowohl holzzerstörende (Zeller l. c.) und koprophile Arten als auch solche, die sich später als symbiophil erwiesen, untersucht. Was letztere betrifft, so haben Bourquelot und Hérissey (1898) die Aktivität von proteolytischen Enzymen aus Fruchtkörpern von *Amanita muscaria* untersucht. Es stellte sich heraus, daß der Auszug des Pilzes nach 4 Tagen beinahe alles Kasein von abgerahmter Milch gespalten hatte, wonach sich in der Lösung Tyrosin nachweisen

1) Auch wenn es nicht experimentell geprüft ist, dürfte diese Art Mykorrhizapilz u. a. an Kiefer und Fichte sein. Sie kommt in Schweden u. a. in Kiefern- und Fichtenwäldern vor.

ließ. Delezenne und Mouton (1903) machten mit 0,8 %igem NaCl Auszüge getrockneter Fruchtkörper, u. a. von *Amanita muscaria* und *A. citrina*. Sie fanden, daß erstere Peptone, ferner Gelatine und Kasein, dagegen nicht Fibrin abzubauen vermochten. Nach den Untersuchungen von Vines (1903) wird aber auch letzteres gespalten (seine Untersuchung ist mit Preßsaft von *Psalliota campestris* ausgeführt). Kikkoji (1907) hat das Vorkommen von Protease in den Fruchtkörpern von *Cortinellus Edodes* festgestellt, der möglicherweise ein Mykorrhizapilz an der in Japan vorkommenden *Pinus densiflora* ist (Mimura 1915). Das gefundene Enzym ist in neutralen oder schwach alkalischen aktiv, dagegen nicht in sauren Lösungen. Unter den Abbaustoffen waren Tryptophan, Leucin und Tyrosin zu finden.

Bei den Versuchen über proteolytische Enzyme wurde als Substrat Hühnereiweiß in 5 %iger Lösung (Volumprozent) benützt. Trockengewicht 0,0117 g/ccm.

Das Alter der Enzymdispersionen der verschiedenen Arten schwankte zwischen 3 und 26 Tagen (vgl. Tab. 30). Zu 10 ccm Eiweißlösung und 10 ccm 5 %iger Phosphatlösung ($p_H = 4{,}5$) wurden 5 ccm Enzymdispersion mit etwas Toluol zugesetzt. Bei den Kontrollversuchen wurde der Gehalt an Aminosäuren sofort nach dem Zusatz der Enzymdispersion, bei den übrigen nach 7 Tagen bestimmt.

Die Bestimmungen der Aminosäuren wurden nach der Methode von Willstätter und Waldschmidt-Leitz (1921; Lövgren 1924) ausgeführt. Zu 5 ccm Lösung wurde in großem Überschuß 96 %iger Alkohol (15 ccm) zugesetzt, der dabei entstandene Niederschlag abfiltriert und gewaschen. Dann wurde 1 ccm Thymolphthaleinlösung hinzugefügt und mit Lauge bis zu kräftiger Blaufärbung titriert.

Die Ergebnisse der Versuche werden in Tab. 30 mitgeteilt. Wir sehen, daß die Aktivität der proteolytischen Enzymen von Fruchtkörpern bei den einzelnen Arten ziemlich verschieden ist. Sie ist bei *Russula rubra* und *Boletus luteus* am größten, bei *Amanita muscaria* und *Lactarius deliciosus* am kleinsten. Bei letsterer Art beträgt die Aktivität etwa ein Drittel derjenigen bei *Russula rubra*.

Nuklease. Das Vorkommen von Nuklease ist — außer bei holzzerstörenden Hymenomyzeten — in den Fruchtkörpern des oben erwähnten *Cortinellus Edodes* festgestellt (Kikkoji l. c.). Kikkoji erhielt aus 150 ccm einer $2^2/_3$ %igen Lösung von nukleinsaurem Natrium, das mit 25 ccm Preßsaft des Pilzes gemischt war, im Laufe von 5 Tagen 28,7 mg Phosphorpentoxyd. Das Enzym soll nach Kikkoji in neutralen und schwach sauren Lösungen aktiv sein. Es werden freie Purinbasen und Phosphorsäure gebildet.

Als Substrat wurde eine 2%ige Lösung von nukleinsaurem Natrium[1]) benützte. Das Alter der Enzymdispersion schwankt zwischen 17 und 39 Tagen (vgl. Tab. 31).

Zu 10 ccm nukleinsauren Natriums und 10 ccm 5%iger Phosphatlösung ($p_H = 4{,}5$) wurden 5 ccm Enzymdispersion mit etwas Toluol zugesetzt. Sofort nach dem Zusatz der Enzymdispersion wurden bei allen Versuchen 5 ccm Flüssigkeit abpipettiert und der Gehalt an Phosphorsäure festgestellt. Nach 7 Tagen wurde letzterer in den übrigen 20 ccm der Lösungen bestimmt. Die Phosphorsäurebestimmungen wurden nach der Methode von Schmitz ausgeführt.

Aus Tab. 31 erhellt, daß auch Hefenukleinsäure von den einzelnen Arten verschieden schnell gespalten wird. Das Enzym ist bei *Boletus luteus* und *B. variegatus* am aktivsten. Die kleinste Aktivität findet man bei *Russula rubra*, bei der sie ein Viertel derjenigen bei den genannten *Boletus*-Arten beträgt.

Wenn wir diese Ergebnisse mit den von Kikkoji erhaltenen vergleichen, finden wir, daß sämtliche untersuchten Mykorrhizenpilze die Nukleinsäure intensiver spalten als *Cortinellus Edodes*.

Bei den eben erwähnten Versuchen mit Nukleinsäure wurde auch untersucht, ob die erzeugten Purinbasen desamidiert werden. In Reinkulturen von untersuchten Mykorrhizenpilzen ist nämlich, wie erwähnt, Ammoniak nachzuweisen, wenn als Stickstoffquelle Nukleinsäure benützt wird (vgl. oben). Der NH_3-Gehalt wurde nach der Methode von Folin (Lövgren 1921) bestimmt.

Wie aus Tab. 32 ersichtlich ist, werden die Purinbasen nur verhältnismäßig langsam desamidiert. Es dürfte wahrscheinlich sein, daß die Aktivität des betreffenden Enzyms in dem vegetativen Myzel größer ist als in den Fruchtkörpern, ganz wie dies bei Urease und Desamidase der Fall sein dürfte (vgl. unten).

Es hat sich weiter herausgestellt, daß die Aktivität des Purinbasenenzyms in keinem Verhältnis zu der der Nuklease steht. Sie ist nämlich am größten bei *Russula rubra*, bei welcher die Aktivität von Nuklease am niedrigsten ist, am kleinsten dagegen bei *Boletus elegans*, bei dem die Nuklease ziemlich aktiv ist. Es ist anzunehmen, daß in dem vegetativen Myzel dasselbe Verhältnis besteht.

Urease und Desamidase. Bekanntlich kommen desamidierende Enzyme bei den niederen Pilzen sehr häufig vor. Bei den Hymenomyzeten wurden sie aber weniger häufig beobachtet. Kikkoji (l. c.) stellte Urease bei dem oben erwähnten *Cortinellus Edodes* fest.

1) Die Nukleinsäure aus Hefe.

Nach Goris und Costy (1922) soll letzteres Enzym bei den meisten Basidiomyzeten — außer bei den Gattungen *Amanita* und *Lepiota* — vorkommen. Unter den holzzerstörenden Hymenomyzeten hat Zeller Urease als das einzige desamidierende Enzym bei *Lenzites saepiaria* nachgewiesen. Es kommt sowohl in den Fruchtkörpern als in dem vegetativen Myzel vor, auch wenn es in letzterem aktiver ist als in ersteren.

Die Enzymdispersionen der Mykorrhizenpilze wurden auf 2% igen Lösungen von Harnstoff und Asparagin geprüft, und zwar nach folgendem Plane:

1. 10 ccm Harnstofflösung + 10 ccm 5 proz. Phosphatlösung ($p_H = 4{,}5$). + 5 ccm Enzymdispersion + Toluol.
2. 10 ccm Harnstofflösung + 10 ccm 5 proz. Phosphatlösung ($p_H = 4{,}5$). + 5 ccm H_2O + Toluol (Kontrolle).
3. 10 ccm Asparaginlösung + 10 ccm 5 proz. Phosphatlösung ($p_H = 4{,}5$). + 5 ccm Enzymdispersion + Toluol.
4. 10 ccm Asparaginlösung + 10 ccm 5 proz. Phosphatlösung ($p_H = 4{,}5$). + 5 ccm H_2O + Toluol (Kontrolle).

Nach 7 Tagen wurde der NH_3-Gehalt bestimmt, und zwar nach der Methode von Folin (vgl. oben).

Wir finden aus den Tabellen 33 und 34, daß sowohl die Aktivität von Urease als die von Desamidase bei sämtlichen Versuchen ziemlich niedrig war. Am größten war sie bei *Russula rubra*, am kleinsten bei *Boletus elegans*, und zwar bei ersterer etwa dreimal größer als bei letzterem. Die Reihenfolge der untersuchten Arten bezüglich der Aktivität von Urease und Desamidase ist sonst nicht ganz dieselbe. Für Urease finden wir die folgende:

1. *Russula rubra*,
2. *Boletus luteus*,
3. *Lactarius deliciosus*,
4. *B. variegatus* und *Amanita muscaria*,
5. *B. elegans*,

und für Desamidase wie folgt:

1. *Russula rubra*,
2. *Lactarius deliciosus*,
3. *Amanita muscaria*,
4. *Boletus variegatus*,
5. *B. luteus*,
6. *B. elegans*.

Die Reihenfolge der Aktivität von Urease ist somit im großen und ganzen dieselbe wie die des Purinbasenenzyms.

Es sei hervorgehoben, daß die Enzymdispersionen selbst kein Ammoniak enthielten.

Ob dasselbe Enzym Harnstoff und Asparagin desamidiert, läßt sich auf der Grundlage der Untersuchungen nicht sicher entscheiden. Zwar spricht die eben erwähnte verschiedene Reihenfolge der Enzymaktivität dafür, daß dies der Fall nicht ist, es wurden aber keine Versuche unternommen, um diese Frage näher zu studieren.

Die geringe Aktivität von Urease und Desamidase in den Versuchen dürfte zum Teil von der Natur der Enzymdispersionen abhängen. Verschiedene Forscher haben die überaus große Empfindlichkeit des Harnstoffenzyms betont. So soll dieses durch Toluol sehr schnell inaktiviert werden (Kruse 1910). Die Enzymdispersionen der Ureaseversuche waren 26 bis 49 und die der Desamidaseversuche 52 bis 75 Tage unter Zusatz von Toluol aufbewahrt worden.

Außerdem ist es sehr wahrscheinlich, daß Urease und Desamidase der Fruchtkörper im Vergleich mit denen des vegetativen Myzels ziemlich wenig aktiv sind, ganz wie dies mit Urease bei *Lenzites saepiaria* der Fall ist (Zeller l. c.).

Zusammenfassung. Es hat sich ergeben, daß proteolytische Enzyme und Nuklease in den jungen Fruchtkörpern der einzelnen Arten ziemlich ungleich aktiv sind. Bei *Russula rubra* ist die Aktivität der ersteren hoch, die der letzteren aber verhältnismäßig niedrig, während bei *B. variegatus* und *Lactarius deliciosus* das Umgekehrte der Fall ist. Bei *B. luteus* sind beide Enzymgruppen sehr aktiv, *B. elegans* nimmt eine Zwischenstellung ein und bei *Amanita muscaria* finden wir in beiden Fällen eine verhältnismäßig geringe Aktivität. Wenn die höchste gefundene Aktivität mit 100 bezeichnet wird, erhalten wir für proteolytische Enzyme und Nuklease folgende Werte:

	Proteolytische Enzyme	Nuklease		Proteolytische Enzyme	Nuklease
Boletus luteus . .	85	100	*Amanita muscaria*	35	41
„ *variegatus*	45	99	*Lactarius deliciosus*	33	73
„ *elegans* .	67	55	*Russula rubra* .	100	24

Auch die Aktivität von desamidierenden Enzymen ist bei verschiedenen Arten sehr verschieden.

Die bezüglich letzterer erhaltenen Werte dürften aber infolge der Aufbewahrung des Enzymmaterials in Toluol zu niedrig sein.

Gehen wir davon aus, daß sich die untersuchten Arten im vegetativen Myzel bezüglich der Enzymaktivität ebenso verhalten wie in den Fruchtkörpern, so kann man aus der eben mitgeteilten Untersuchung schließen, daß die verschiedenen Mykorrhizenpilze in der Natur bis zu einem gewissen Grade verschiedenen organischen Stickstoffverbindungen oder Gruppen von solchen angepaßt sind.

Die aus den Kulturversuchen gezogenen Schlußfolgerungen (vgl. oben) wären somit bestätigt.

5. Das Verhalten zu verschiedenen Kohlenstoffquellen.

Die eigentlichen Mykorrhizapilze. Einzelne Verfasser nehmen an, daß die Mykorrhizapilze in der Natur ihren C-Bedarf vom höheren Symbionten erhalten. Um mir über diese Frage eine sicherere Auffassung bilden zu können, habe ich das Verhalten der Pilze zu verschiedenen Kohlenstoffverbindungen einer recht eingehenden Untersuchung unterzogen.

Als Nährboden wurde im allgemeinen die oben (S. 32) erwähnte Nährlösung mit Phosphatiden und Phosphat-Puffer benützt. Als Stickstoffquelle diente 0,05 %iges NH_4Cl oder die dementsprechende Menge NH_4NO_3. Die Wasserstoffionenkonzentration wurde zu Beginn der Versuche auf p_H 5,0 eingestellt; am Ende der Versuche erfolgte eine neuerliche Bestimmung. Außerdem wurde auch Nährgelatine ohne Phosphat-Puffer und Phosphatide benützt. Von den zu untersuchenden Verbindungen wurde im allgemeinen 0,5 % zugesetzt.

Die eingehendsten Untersuchungen wurden mit *Boletus variegatus*, *M. R. silvestris* β, γ und *M. R. Abietis* ausgeführt. Außerdem wurden aber auch zahlreiche Versuche mit *M. R. silvestris* α (Stämme aus Upsala und Holland) und *Boletus elegans* angestellt.

Die meisten untersuchten Verbindungen ergaben negative Resultate. Im allgemeinen wiesen nämlich die Mykorrhizapilze nur auf Zucker als Kohlenstoffquelle ein gutes Wachstum auf. Ich teile daher die Ergebnisse nur in größter Kürze mit.

Unter den mehrwertigen Alkoholen wurden Glyzerin, Mannit, Dulcit und Sorbit untersucht. Nur Mannit verursachte bei *Boletus variegatus*, *B. elegans* und *M. R. silvestris* α (Stämme aus Upsala und Holland) einen ziemlich guten Zuwachs. Dagegen konnte dieser Alkohol von *M. R. silvestris* β, γ und *M. R. Abietis* nicht verwertet werden. Glyzerin, Dulcit und Sorbit waren bei den Versuchen als C-Quelle wertlos.

Die untersuchten Fettsäuren (Alkalisalze von Essigsäure und Ameisensäure) und Oxysäuren (Alkalisalze von Milchsäure, Oxalsäure, Äpfelsäure, Weinsäure und Zitronensäure) waren als C-Quellen gänzlich wertlos.

Glukose lieferte unter allen untersuchten C-Verbindungen den kräftigsten Zuwachs. Unter den Pentosen wurde Xylose und Arabinose versucht; Xylose erwies sich nur für *Boletus elegans* als ziemlich gute C-Quelle, Arabinose war in sämtlichen Fällen wertlos.

Unter den Biosen konnte sowohl Laktose als Maltose von *Boletus variegatus* und *M. R. silvestris* α verwertet werden. Bei allen anderen untersuchten Pilzen verursachte Maltose einen ziemlich kräftigen Zuwachs, während Laktose vollkommen wertlos war.

Von den Polyosen waren Stärke und Inulin wertlos oder ergaben nur einen ganz schwachen Zuwachs. Ein diastatisches Enzym wurde zwar bei mehreren Arten nachgewiesen, nämlich bei *M. R. silvestris* α (Holland), β, γ, *M. R. Abietis* und *Boletus elegans* (Substrat: Stärke-Gelatine); es scheint sich aber nur in sehr kleinen Mengen zu bilden. Auf Dextrin entwickelten sich *Boletus variegatus* und *B. elegans* recht gut.

Auf Zellulose (Filtrierpapier und Zellulose-Gelatine) konnte ich kein Wachstum erzielen.

Natriumhumat[1]) bildete eine schlechte C-Quelle.

Die untersuchten Glykoside (Amygdalin, Salicin und Arbutin) hatten bei den Versuchen als Kohlenstoffquellen keinen Wert.

Schließlich sei hinzugefügt, daß Tannin von den Pilzen nicht verwertet wird.

Zusammenfassend kann man demnach über die C-Nahrung der untersuchten Pilze sagen, daß sich im großen und ganzen nur mit Glukose ein gutes Wachstum erzielen läßt.

Rhizoctonia silvestris und *M. R. atrovirens* α sind bezüglich der C-Quelle weniger wählerisch als die eigentlichen Mykorrhizapilze.

Unter den Alkoholen wurde Äthylalkohol und Mannit untersucht; beide liefern ein sehr gutes Wachstum. Dagegen sind die Alkalisalze der Oxysäuren mehr oder weniger unbrauchbar. Glukose und Maltose sind für beide Arten sehr günstig, Laktose dagegen nur für *M. R. atrovirens*. Stärke und Dextrin bilden gute C-Quellen, Inulin ist nur für *M. R. atrovirens* vorteilhaft.

1) Von Prof. S. Odén aus Torf dargestellt.

Humat scheinen sie nicht verwerten zu können.

Sowohl *Rhizoctonia silvestris* als *M. R. atrovirens α* entwickeln sich auf Zellulose; letzteres greift die Zellulose viel kräftiger an als erstere (vgl. Melin 1923a.)

M. R. atrovirens entwickelt sich auf Tannin als C-Quelle ziemlich gut, *Rhizoctonia silvestris* dagegen nicht.

Pepton ermöglicht, wie oben erwähnt, als gleichzeitige C- und N-Quelle beiden Pilzen ein gutes Wachstum.

6. Das Verhalten zu Humus und Humusextrakten.

Es ist sehr interessant, zu ermitteln, wie sich die Mykorrhizapilze in verschiedenen natürlichen Humusformen entwickeln. Eine derartige Untersuchung stößt indessen auf große Schwierigkeiten, und zwar aus dem Grunde, weil man bisher keine sichere Methode zur Sterilisierung von Humus kennt, ohne gleichzeitig chemische Veränderungen herbeizuführen. Ob man hierbei mit der Formalinbehandlung Hammarlunds (1923) zuverlässigere Resultate erzielen kann als mit anderen Methoden, war ich nicht in der Lage näher zu untersuchen. Es erscheint jedoch wahrscheinlich, daß der Humus durch das Formalin gewisse chemische Veränderungen erleidet, und der nach dieser Methode behandelte Humus läßt sich infolgedessen nicht direkt mit natürlichem vergleichen [1]).

Auf Rohhumus, der durch Erhitzung auf 100° C oder mehr sterilisiert ist, entwickeln sich die eigentlichen Mykorrhizapilze nur dann, wenn der Humus nach der Sterilisierung mit Wasser ausgewaschen wurde (vgl. Melin 1922; 1923a). Das Wachstum ist jedoch ziemlich schwach, und zwar wahrscheinlich aus dem Grunde, weil die beim Erhitzen gebildeten Giftstoffe durch das Auswaschen nur teilweise entfernt werden konnten.

Auf partiell sterilisiertem Rohhumus (Erhitzung in feuchter Kammer auf 50° C drei Tage lang) wuchsen *Boletus variegatus* und *B. luteus* kräftig hervor, die gebildeten Kolonien wurden jedoch nach 3—4 Tagen von kräftiger wachsendem Myzel aus Sporen und Konidien überwachsen, die beim Erhitzen nicht getötet worden waren. Dagegen entwickelte sich *M. R. silvestris β* nicht.

---

1) Auf mit Formalin sterilisiertem Humus erhielt Hammarland (l. c.) eine kräftige Entwicklung von *Boletus elegans* aus Basidiosporen. Ich habe ähnliche Versuche ausgeführt und zu diesen guten Rohhumus benützt. Auf mit Formalin behandeltem Rohhumus war jedoch Myzel von gut wachsenden Kolonien von *B. elegans*, *B. variegatus*, *M. R. silvestris β* und *γ* nicht zum weiteren Wachsen zu bringen.

Von Humusextrakten sind hauptsächlich diejenigen interessant, die ohne Erhitzung von Mikroorganismen befreit worden sind, nämlich auf mechanischem Wege durch Filtrieren. Mit so gereinigtem Humusextrakt wurde eine große Anzahl von Versuchen ausgeführt. Die Pilze (*M. R. silvestris* α, β, γ und *M. R. Abietis*) wuchsen auf derartigem Extrakt aus gutem Rohhumus (ohne Zusatz), bildeten aber nur sehr dünne und farblose Kolonien. Bei Zusatz von Glukose wurden die Kolonien dichter und entwickelten sich ungefähr wie auf guten künstlichen Nährsalzböden.

Auf in derselben Weise hergestelltem Extrakt aus Buchen- und Eichenwaldhumus entwickelten sich die erwähnten Pilze sehr schwach, teilweise sogar kaum merkbar.

7. Das Verhalten zur Temperatur.

Bezüglich des Verhaltens zu verschiedenen Temperaturen wurden nur drei eigentliche Mykorrhizapilze untersucht, nämlich *Boletus*

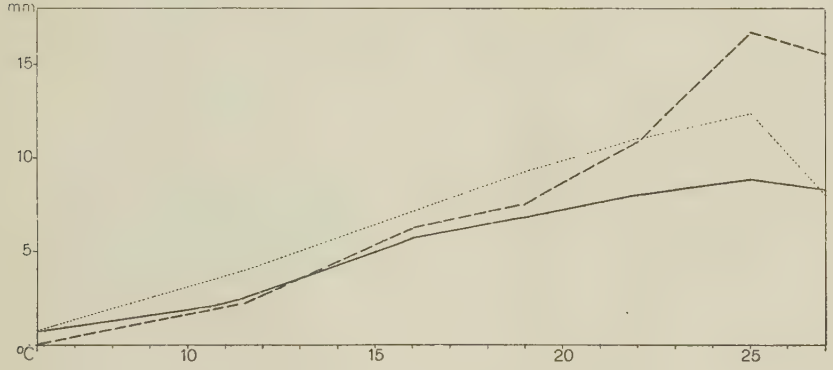

Fig. 15. Temperaturkurven von *Boletus variegatus* (———), *B. luteus* (— — —) und *M. R. silvestris* α (·····).

variegatus, *B. luteus* und *M. R. silvestris* α (Stamm vom Bredmossen)[1]). Als Substrat wurde Malzagar (5 % Malzextrakt) verwendet. Das Ergebnis ist in Fig. 15 veranschaulicht, in der wir den radialen Zuwachs im Verlaufe von 10 Tagen angegeben finden (vgl. Falck 1907, S. 81 ff.). Man sieht, daß die optimale Temperatur für die untersuchten Arten auf Malzagar bei zirka 25° C liegt. Die untere Temperaturgrenze auf Malzagar liegt für *B. luteus* zwischen 6 und 10° C, für die beiden anderen dagegen unter 6° C.

1) Der betreffende Stamm von *M. R. silvestris* α gehört wahrscheinlich zu *Boletus variegatus* (vgl. Melin 1923 a).

Außer den drei erwähnten eigentlichen Mykorrhizapilzen wurden *Rhizoctonia silvestris* und *M. R. atrovirens a* untersucht. Der optimale Temperaturwert für letztere Arten liegt auf Malzagar bei ungefähr 22° C; bei 6° C wiesen sie noch immer ein ziemlich gutes Wachstum auf (Fig. 16).

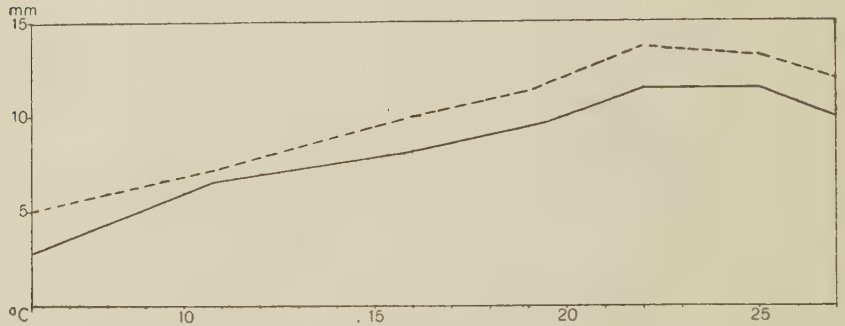

Fig. 16. Temperaturkurven von *Rhizoctonia silvestris* (———) und *M. R. atrovirens* (— — —).

Wolpert (1924) ist unlängst betreffs der holzzerstörenden Pilze zu dem Ergebnisse gelangt, daß die optimale Temperatur bis zu einem gewissen Grade mit dem Substrat wechselt. Diese Variationen sind aber nicht so groß, daß er nicht die untersuchten Arten in drei Gruppen teilen kann, die ihre optimalen Zonen bei hohen (ca. 35° C), bzw. mittelhohen (ca. 25° C) und niedrigen (ca. 15° C) haben. Auch wenn man demnach aus den oben mitgeteilten Versuchen auf Malzagar keine sicheren detaillierten Schlüsse bezüglich der Temperaturbedürfnisse der Pilze in der Natur ziehen kann, so dürfte man doch sagen können, daß die untersuchten Arten der zweiten Gruppe Wolperts angehören, d. h. daß sie mittelhohen Temperaturen angepaßt sind. Mit Ausnahme von *Boletus luteus* wachsen sie auch bei sehr niedrigen Temperaturen.

Natürlich lassen sich die Resultate bezüglich der untersuchten eigentlichen Mykorrhizapilze nicht generalisieren. Eine große Anzahl scheint ganz im Gegenteil besonders niedrigen Temperaturen angepaßt zu sein. Dies erhellt auch wirklich aus der Tatsache, daß die Mykorrhizen der Bäume auch in subalpinen und subarktischen Gegenden gut entwickelt sind. Es ist also wahrscheinlich, daß in der Natur Mykorrhizapilze mit sehr verschiedenen Temperaturbedürfnissen vorkommen.

III. Die Pflänzchen in Reinkultur.

1. Kulturmethode.

Als Kulturgefäße benützte ich Doppelkolben, wie sie Fig. 17 zeigt. Durch ein eingeschmolzenes Glasrohr sind zwei Kolben (à 500 ccm) miteinander verbunden, von denen der eine für die Pflänzchen und

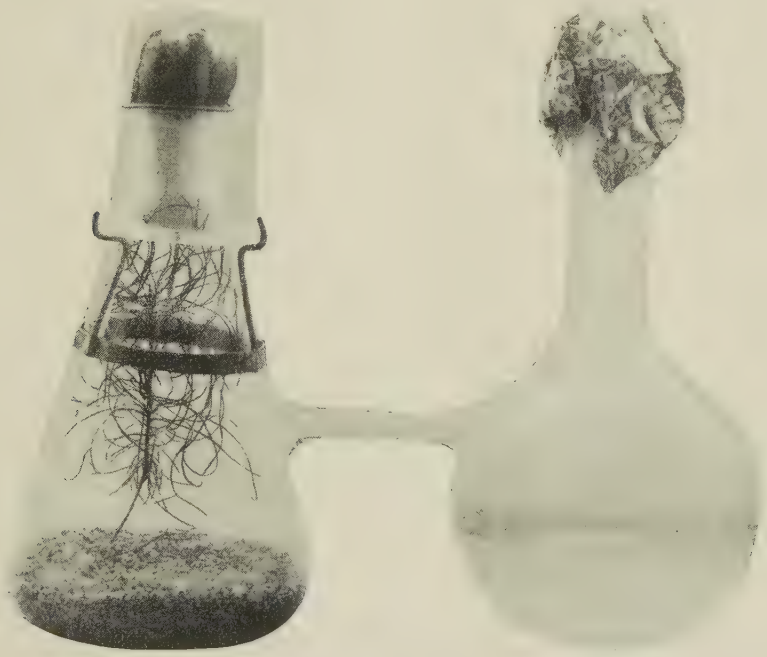

Fig. 17. Kulturgefäß. Erklärung im Texte. — Zirka $^1/_2$ nat. Größe.

der andere für eine verdünnte Nährlösung bestimmt ist. Das Bewässern wird durch Heben des Rundkolbens erzielt, so daß die Flüssigkeit das Verbindungsrohr erreicht.

Als Substrat wurde Sand mit Nährlösung benützt. Der Sand wurde nach der Methode behandelt, die ich schon früher beschrieben habe (Melin 1923 a). Die Nährlösung hatte folgende Zusammensetzung (nach Meyer 1903):

1000	g	dest. Wasser,
1	g	KH_2PO_4,
0,1	g	$CaCl_2$,
0,1	g	NaCl,
0,3	g	$MgSO_4 \cdot 7\,H_2O$,
0,01	g	$FeCl_3$.

Wegen der gleichzeitig ausgeführten Parallelversuche mit Mykorrhizen (vgl. unten) wurde den eingeimpften Pilzen Glukose (0,5 gr) als Kohlenstoffquelle zugesetzt. Stickstoff wurde entweder überhaupt nicht oder in der Form von NH_4Cl, KNO_3, Asparagin, Pepton oder Nukleinsäure (aus Hefe) zugesetzt, und zwar in letzteren Fällen in einer 0,5 gr NH_4Cl entsprechenden Quantität[1]).

Eine konstante p_H ließ sich nicht erhalten, da keine Pufferstoffe zugesetzt werden konnten. Die Verschiebung der Wasserstoffionenkonzentration war aber trotzdem im Verlauf des Versuches im großen und ganzen geringer, als man hätte vermuten können. Die ursprüngliche Wasserstoffionenkonzentration betrug:

Bei den Versuchen ohne N p_H 4,2,
„ „ „ mit NH_4Cl p_H 4,3,
„ „ „ „ KNO_3 p_H 4,3,
„ „ „ „ Asparagin p_H 4,6,
„ „ „ „ Nukleinsäure p_H 3,4,
„ „ „ „ Pepton p_H 5,4.

Die Nährflüssigkeit des Rundkolbens hatte dieselbe Zusammensetzung wie die des Sandes, obgleich sie auf die Hälfte verdünnt war. Die Konzentration wurde wegen der geringen Transpiration der Pflänzchen in den Kolben so stark gewählt[2]).

Die fertigen Kolben wurden 3 Tage nacheinander im Dampfsterilisator auf 100° C erhitzt, und zwar jedesmal 25 Minuten.

Die Samen wurden nach der bereits früher beschriebenen Methode (Melin 1923a) behandelt. Gewählt wurden mittelgroße Samen.

Die Versuche auf NH_4Cl wurden im Frühjahr 1922 begonnen, die auf stickstoffreiem Substrate im Frühjahr 1921 und 1922, alle anderen im Frühjahr 1921.

Die Mündungen der Kolben wurden durch ein umgestülptes Becherglas bzw. durch Stanniolpapier geschützt, wie wir dies in Fig. 17 sehen. Trotz dieser Vorsichtsmaßnahmen ließ es sich aber doch nicht vermeiden, daß viele Kolben im Verlaufe der Versuche infiziert wurden. Am Ende der dritten Vegetationsperiode waren mindestens 25% aller

1) Außerdem wurden Versuche mit Harnstoff als Stickstoffquelle begonnen. Alle diese Kolben wurden jedoch durch einen unglücklichen Zufall infiziert. Gleichzeitig wurden auch verschiedene andere Kolben (u. a. die Fichtenpflänzchen auf Asparagin und ein Teil der Kiefernpflänzchen auf Pepton) verunreinigt (vgl. unten).

2) Als Beweis für die langsame Verdunstung in den Kolben möchte ich anführen, daß nach drei Vegetationsperioden von den 300 ccm Flüssigkeit des Rundkolbens ca. 100 ccm vorhanden waren.

seit Beginn kultivierten Kolben infiziert. Infizierte Kolben wurden natürlich kassiert[1]).

Der Kontrolle halber wurde der Sand am Ende der Versuche auf Malzagar und Malzextrakt untersucht; hierbei zeigte es sich sofort, ob die Kolben von Pilzen oder Bakterien infiziert waren. In den Fällen, in denen die Kolben mit Mykorrhizapilzen geimpft (Kap. IV) und rein geblieben waren, wuchsen diese bei den Kontrollversuchen auf Malzagar oder in Malzextraktlösung rein hervor. War der Rundkolben mit Bakterien infiziert worden, so wurde die Flüssigkeit trüb. Aber auch wenn die Flüssigkeit kristallklar war, wurde sie am Ende der Versuche in der eben angegebenen Weise geprüft[2]).

Die Pflänzchen wurden im allgemeinen nach dem Ende der dritten Vegetationsperiode untersucht, in einigen Fällen jedoch etwas früher oder später.

Zu jedem Versuche wurden im allgemeinen vier Kolben benützt, und zwar wurde gewöhnlich in jedem Kolben ein Pflänzchen kultiviert. Aus praktischen Gründen konnte ich keine so große Anzahl von Pflänzchen kultivieren, daß ich daraus ein statistisches Material hätte erhalten können; mein Ziel war vielmehr ein absolut reines und zuverlässiges Material. Die Verschiedenheiten im Aussehen der Pflänzchen, die wir nach der ersten Vegetationsperiode infolge der ungleichmäßigen Verteilung der Reservenahrung im Samenmaterial finden, gleichen sich später immer mehr aus. Dreijährige Pflänzchen lassen sich daher im großen und ganzen direkt miteinander vergleichen.

2. Die Bestimmung des Stickstoffgehaltes der Pflänzchen.

Am Ende der Versuche wurden mittelgute Pflänzchen[3]) auf ihren Stickstoffgehalt untersucht. Die Bestimmungen wurden nach der mikrogasvolumetrischen Methode von Dumas und Pregl (Pregl 1917) ausgeführt. Nach Trocknung bei 100° C wurden die Pflänzchen im Achatmörser mehrmals sehr sorgfältig bis zu feiner Pulverkonsistenz zerrieben. Da das Pulver die Luftfeuchtigkeit sehr leicht absorbierte, wurde jede Probe kurz vor Beginn der Analyse nochmals getrocknet und hierauf in geschlossenem Gefäße gewogen.

Die Genauigkeit der Analysenresultate erhellt aus Tab. 35.

1) In Ausnahmefällen wurden infizierte Pflänzchen untersucht, nämlich dann, wenn sie aus irgendeinem besonderen Grunde interessant waren (vgl. unten).

2) Eine weitere Kontrolle darüber, daß die Kolben nicht infiziert sind, besitzt man in der Wasserstoffionenkonzentration. Diese soll am Ende der Versuche in analog behandelten Kolben ungefähr gleich sein.

3) Sofern nichts anderes angegeben ist.

3. Das Verhalten zu verschiedenen Stickstoffquellen.

Untersuchungen über das Verhalten mykorrhizafreier Nadelbaumpflänzchen zu verschiedenen Stickstoffquellen unter aseptischen Verhältnissen sind bisher nicht ausgeführt worden. Hingegen liegen diesbezügliche Untersuchungen über andere Pflanzen vor, und zwar in erster Linie Kulturpflanzen. Unter diesen seien die von Hutchinson und Miller (1911) in sterilen Nährflüssigkeiten ausgeführten Kulturversuche erwähnt[1]). Diese beiden Forscher haben u. a. die Resultate bestätigt, zu denen man bei früheren Untersuchungen gelangt war, nämlich die, daß verschiedene Pflanzen als N-Quelle ebensogut Ammoniumsalze als Nitrate verwerten können. Sie haben außerdem im Einklang mit Lutz (1898) und anderen gefunden, daß sich auch einzelne organische Stickstoffverbindungen verwerten lassen. So konnten die Versuchspflänzchen (Erbsen) u. a. Acetamid, Harnstoff, Barbitursäure und Alloxan leicht assimillieren, dagegen weniger leicht Glykokoll, Alanin, Guanidin und Pepton. Die erwähnten Verfasser sagen bezüglich letzterer Verbindungen (1. c., S. 532): "It seems possible, however, that whilst peptone and certain other nitrogen compounds may be taken up and to some extent utilised by plants they may be unable to furnish the whole of the nitrogen required, or, at any rate, to supply the plant with sufficient rapidity". Was den Wert der anorganischen Stickstoffverbindungen als N-Quelle betrifft, so hat unlängst Olsen (1921) eine diesbezügliche Untersuchung ausgeführt und gefunden, daß für die untersuchten Pflänzchen (neun Arten) Ammoniumsalze und Nitrate gleich gute N-Quellen sind, sofern nur die Wasserstoffionenkonzentration der Nährflüssigkeiten dieselbe ist und konstant erhalten wird[2]).

Auf stickstoffreiem Substrat[3]) habe ich *Pinus silvestris, P. montana, Picea Abies* und *Larix europaea* gezüchtet. Alle Pflänzchen erreichten eine schwache Entwicklung. Während der ersten

1) Bezüglich der ziemlich umfangreichen Literatur über den Wert anorganischer und organischer Stickstoffverbindungen als N-Quelle verweise ich auf Hutchinson und Miller (1911) und auf Czapek (1920).

2) Olsens Versuche sind zwar nicht unter aseptischen Verhältnissen ausgeführt, er konnte jedoch durch wiederholte Kontrollen konstatieren, daß keine Nitrifikation des NH_3-Stickstoffes stattfand.

3) Mit stickstoffreiem Substrate meine ich, wenn es sich um Pflänzchen in Reinkultur handelt, daß die zugesetzte Nährlösung (und der Sand) stickstofffrei waren. Es ließ sich nämlich nicht verhindern, daß der gebundene Stickstoff der Luft absorbiert wurde. Versuche mit Doppelkolben in Glasglocken, durch die in H_2SO_4 gereinigte Luft geleitet wurde, scheiterten wegen der feuchtigkeitsgesättigten Luft in den Glocken.

Vegetationsperiode bildete *Pinus silvestris* Kotyledonen und kurze Primärnadeln aus (vgl. Melin 1923 a, S. 161, Fig. 29); *Pinus montana* war etwas kräftiger (Melin 1924 b, S. 70. Fig. 1), die Fichtenpflänzchen dagegen entwickelten im allgemeinen nur Kotyledonen. Alle hatten eine frische, grüne Farbe. Im zweiten Jahre entwickelten die Kiefern gewöhnlich typische Nadeln und am Ende des Sommers war die Farbe im allgemeinen noch immer frisch grün; nur die Kotyledonen waren bisweilen etwas gelblich. Das Aussehen von zweijährigen *Pinus silvestris*-Pflänzchen erhellt aus Fig. 30 in der eben zitierten Arbeit (Melin 1923 a, S. 161). Auch zweijährige Fichtenpflänzchen haben eine rein grüne Farbe. Nach dem zweiten Sommer wird die Farbe jedoch bleichgrün bis gelbgrün, das Wachstum läßt nach und die Nadellänge wird kürzer als früher. Am Ende der dritten Vegetationsperiode sind bei den Kiefernpflänzchen die Kotyledonen und Primärnadeln (oft auch die Nadeln des zweiten Jahres) gewöhnlich abgestorben. Das Aussehen der Pflänzchen zu diesem Zeitpunkte veranschaulichen Fig. 18, 28 und 30. Die Lärchenpflänzchen nahmen bereits während des zweiten Sommers eine bleichgrüne Farbe an.

Fig. 18. Dreijährige *Picea Abies*. Reinkultur auf stickstoffreiem Substrat. — $^3/_4$ nat. Größe.

Die Abnahme der Nadellänge im dritten Jahre wird von folgendem Beispiel illustriert:

	Nadellänge	
	Zweites Jahr mm	Drittes Jahr mm
Pinus silvestris	$55{,}8 \pm 3{,}4$	$13{,}0 \pm 2{,}0$
„ „	$58{,}7 \pm 3{,}6$	$15{,}8 \pm 0{,}4$
P. montana	$38{,}4 \pm 3{,}2$	$27{,}8 \pm 0{,}8$
„ „	$37{,}5 \pm 4{,}8$	$32{,}5 \pm 1{,}3$

Tab. 36 zeigt uns, daß der Stickstoffgehalt bei $2^1/_2$—3 Jahre alten, auf stickstoffreiem Substrat gezüchteten Kiefern- und Fichtenpflänzchen im großen und ganzen zwischen 0,70 und 0,85 % der Trockensubstanz variiert[1]). Da sich der Stickstoffgehalt bei einem analysierten zweijährigen Kiefernpflänzchen (Tab. 36:3) auf 2,23 % belief, dürfte man annehmen können, daß sich für die Pflänzchen erst im dritten Jahre ein wirklicher Stickstoffmangel einstellt, und dies steht ja auch mit den oben erwähnten Veränderungen der Farbe und Länge der Nadeln während dieses Jahres im Einklang. Eine Bindung des freien Stickstoffes der Luft gemäß der Annahme JAMIESONS (CLEVELAND 1910) kann demnach nicht stattgefunden haben[2]).

Fig. 19. Dreijährige *Picea Abies*. Reinkultur auf KNO_3 als N-Quelle. — ¾ nat. Größe.

Vergleichen wir jedoch die totale Stickstoffmenge in Pflänzchen und Samen miteinander, so finden wir, daß diese bei ersteren durchwegs größer ist als bei letzteren. Der höhere Stickstoffgehalt der Pflänzchen kommt ohne Zweifel daher, daß diese den gebundenen Stickstoff der Laboratoriumsluft absorbiert haben.

Unter den anorganischen Stickstoffverbindungen habe ich die Wirkung von Kaliumnitrat und Ammoniumchlorid auf

1) Eine Ausnahme bildet Pflänzchen Nr. 14 (Tab. 36) von *Pinus montana* mit 1,26 % N.

2) Nach CLEVELAND (1910) soll JAMIESON gefunden haben, daß manche Bäume durch ihre Wurzelhaare den freien Luftstickstoff assimilieren. JAMIESON untersuchte diesbezüglich *Acer campestre*, *Tilia europaea*, *Ulmus campestris*, *Sorbus Aucuparia*, *Fagus silvatica* und *Abies concolor*.

das Wachstum von *Pinus silvestris* und *Picea Abies* untersucht. Es zeigte sich hierbei, daß diese beiden Verbindungen für Kiefern und Fichten in Reinkulturen günstige N-Quellen sind. Die Pflänzchen sind kräftig entwickelt, haben relativ lange Triebe und frisch dunkelgrüne Nadeln. Wir können die Nitratpflänzchen in Fig. 19 und 20 und die Ammoniumpflänzchen in Fig. 32 und 34 miteinander vergleichen. Die ausgeführten Versuche scheinen aber zu zeigen, daß Ammoniumchlorid eine etwas bessere N-Quelle darstellt als Kaliumnitrat. So sind die Ammoniumpflänzchen etwas kräftiger als die Nitratpflänzchen; sie haben ferner längere Triebe und Nadeln als diese. Außerdem ist ihr Stickstoffgehalt höher als der letzterer (Tab. 36). Ein analysiertes normal entwickeltes dreijähriges Kiefernpflänzchen auf NH_4Cl enthielt 5,05 mg N, ein entsprechendes Pflänzchen auf KNO_3 2,73 mg N. Zwei untersuchte Ammoniumfichtenpflänzchen enthielten 4,85 und 4,37 mg N, ein kräftig entwickeltes Nitratpflänzchen 2,44 mg N [1]). Diese Tatsache stimmt mit dem Ergebnis überein, zu dem u. a. HUTCHINSON und MILLER (l. c.) gelangt sind, daß nämlich der Stick-

Fig. 20. Dreijährige *Pinus silvestris*. Reinkultur auf KNO_3 als N-Quelle. — 3/4 nat. Größe.

1) Einen hohen Stickstoffgehalt wies auch ein auf Asparagin gezüchtetes Pflänzchen auf, das von ammoniakproduzierenden Bakterien infiziert worden war (vgl. Tab. 36: 8).

stoffgehalt der Versuchspflänzchen bei Ammoniumsalzen als Stickstoffquelle größer wird als bei Nitraten.

Es ist nun wahrscheinlich, daß KNO_3 in der benützten Konzentration (0,095 %) die Entwicklung der Pflänzchen hemmend beeinflußt hat. Bei den Versuchen hatte ein Kiefernpflänzchen teilweise abnorm eingerollte Blätter und im dritten Jahre entwickelte sich ein Seitentrieb, während sich die Spitzenknospe nicht entwickelte (Fig. 20) Auch bei einem Fichtenpflänzchen stellte der Haupttrieb nach dem zweiten Jahre sein Wachstum ein. Diese Abnormitäten sind wahrscheinlich auf das Kaliumnitrat zurückzuführen. Möller (1904) hat nämlich gefunden, daß das Nitrat in der Lösung stark verdünnt sein muß, um die Kiefernpflänzchen günstig beeinflussen zu können. Schon bei einer Konzentration von 0,1 % übte Salpeter eine schädliche Wirkung aus.

Der Grund der vermutlichen giftigen Wirkung des Kaliumnitrats in den Versuchen läßt sich gegenwärtig nicht sicher bestimmen. Er dürfte aber nicht darauf zurückzuführen sein, daß die Wasserstoffionenkonzentration durch den Verbrauch von NO_3-Ionen für die Pflänzchen ungünstig geworden sein könnte. Bei den Versuchen mit Kiefern und Fichten war p_H am Ende 6,0 bezw. 5,4. Nicht einmal p_H 6,0 dürfte für schädlich gelten können, wenn man bedenkt, daß diese Bäume im Freien bei dieser Wasserstoffionenkonzentration gut gedeihen. Hiergegen spricht auch die Tatsache, daß ein von ammoniakproduzierenden Bakterien infiziertes Asparaginpflänzchen (Tab. 36: Nr. 8) ein sehr gutes Wachstum aufwies (Stickstoffgehalt 3 % der Trockensubstanz, insgesamt 8,04 mg), obgleich die Wasserstoffionenkonzentration am Ende des Versuches $p_H = 6{,}4$ betrug.

Es erscheint da eher wahrscheinlich, daß das NO_3-Ion direkt oder indirekt hemmend wirkt. Nach der Ansicht Prianichnikovs (1924) können nämlich Nitrate von höheren Pflanzen nicht direkt verwertet werden, sondern müssen zuerst zu Ammoniak reduziert werden. Er sagt diesbezüglich u. a. (l. c., S. 11): "En résumé, on peut conclure avec une grande probabilité que la plante, étiolée ou verte, se comporte toujours de la même manière vis-à-vis de l'ammonique; elle l'absorbe avidement, tant que la réaction du milieu ne l'en empêche pas, elle le transforme immédiatement en combinaisons azotées organiques avec une vitesse plus grande que celle qui est réalisée pour les nitrates, parce que ces derniers doivent subir une réduction en ammoniaque avant de pouvoir donner naissance aux amides, aux acides aminés, ou aux corps de double fonction de structure R (NH_2) $CONH_2$, comme l'asparagin ou la glutamine. C'est l'ammoniaque qui est en même

temps le terme ultime de l'oxydation des matières azotées et la matière première qui sert à la synthèse de ces substances en se combinant avec des acides organiques, qui proviennent de l'oxydation des hydrates de carbone."

Organische Stickstoffverbindungen. Auf Asparagin als Stickstoffquelle entwickelten sich die Kiefernpflänzchen in Reinkulturen kräftig (Fig. 21). Die Nadellänge betrug im dritten Jahre 74,6 mm. Der Stickstoffgehalt eines analysierten dreijährigen Asparaginpflänzchens war sogar höher als der von untersuchten Ammoniumpflänzchen (vgl. Tab. 36, Nr. 7). Die Fichtenpflänzchen entwickelten sich anfangs normal, wurden aber im Laufe des Versuches mit *Penicillium* sp. infiziert und aus diesem Grunde kassiert.

Fig. 21. Dreijährige *Pinus silvestris*. Reinkultur auf Asparagin als N-Quelle. — ¾ nat. Größe.

Hefenukleinsäure als Stickstoffquelle können sowohl Kiefern als auch Fichten in Reinkulturen verwerten. Dies ist aber augenscheinlich mit Schwierigkeiten verbunden; wir erkennen dies u. a. daran, daß die Wurzeln sehr lang und stark verzweigt werden (Fig. 37 und 39). Bei einem untersuchten Kiefernpflänzchen ($3^1/_2$ Vegetationsperioden) erreichten die Wurzeln eine Gesamtlänge von 4460 mm und bei einem

Fichtenpflänzchen (3 Vegetationsperioden) von 2370 mm. Die kräftige Entwicklung der Wurzeln tritt am deutlichsten bei einem Vergleiche mit den entsprechenden Ammoniumpflänzchen hervor; bei diesen hatten die Wurzeln nach $2^1/_2$ Vegetationsperioden eine Länge von 200—540 mm (Kiefer) bzw. 500—610 mm (Fichte) (Tab. 44)[1]. Das intensive Längenwachstum der Wurzeln auf Nukleinsäure dürfte als ein Etiolierungsphänomen infolge schwer assimilierbaren Stickstoffs zu betrachten sein. Stickstoffhunger verursacht bekanntlich eine Überverlängerung der Wurzeln, während eine kräftige Stickstoffnahrung das Wachstum der Wurzeln herabsetzt (Czapek 1920, S. 308).

Fig. 22. Dreijährige *Picea Abies*. Reinkultur auf Pepton als N-Quelle. — $^3/_4$ nat. Größe.

Wenn nun auch die Nukleinsäure schwer assimilierbar ist, so werden die Pflänzchen doch verhältnismäßig kräftig; nur die Nadeln haben eine erheblich lichter grüne Farbe als die von Ammonium- und Nitratpflänzchen. Der Stickstoffgehalt analysierter Nukleinsäurepflänzchen ist sowohl perzentuell als total dem von Ammoniumpflänzchen bedeutend unterlegen. Das dreijährige Kiefernpflänzchen hat ungefähr den gleichen totalen Stickstoffgehalt wie das analysierte Nitratpflänzchen, während die untersuchten Fichtenpflänzchen eine etwas geringere Stickstoffmenge haben als das analysierte normale Fichtenpflänzchen auf Nitrat (Tab. 36).

Auf Pepton als Stickstoffquelle erhielt sich bis ans Ende der Versuche nur ein Fichtenpflänzchen aseptisch. Wie wir in Fig. 22 sehen, ist es stark verzweigt. Im dritten Jahre entwickelte sich nicht

1) Die Ziffern für die Wurzellänge lassen sich natürlich nicht direkt mit den entsprechenden Werten für Pflänzchen im Freien vergleichen. In der Natur erreichen die Wurzeln eine erheblich größere Länge als in Reinkulturen (vgl. Nobbe 1875).

die Spitzenknospe, sondern nur Seitentriebe. Die Nadeln sind verhältnismäßig dünn und kurz (vgl. Tab. 40) und haben eine lichtgrüne Farbe. Der Stickstoffgehalt ist aber relativ groß und die totale Stickstoffmenge sogar größer als bei analysierten Nitratpflanzen.

Die Wurzeln sind ungefähr doppelt so lang wie bei den Ammoniumpflänzchen und auch dies zeigt uns, daß Pepton nur schwer verwertet wird. Proteolytische Enzyme ließen sich nicht nachweisen; dies steht mit den Resultaten in Einklang, zu denen u. a. Czapek (1896) betreffs autotropher Pflanzen im allgemeinen gelangt ist.

Die Kiefernpflänzchen ohne Mykorrhizapilz auf Pepton wurden, wie erwähnt, alle während des zweiten Sommers infiziert. Sie waren zu diesem Zeitpunkte nur schwach entwickelt.

Zusammenfassend läßt sich über den Wert organischer Stickstoffverbindungen als N-Quelle für Kiefern- und Fichtenpflänzchen sagen, daß

1. einzelne einfache Verbindungen wie Asparagin leicht assimiliert werden;
2. kompliziertere organische Stickstoffverbindungen wie Nukleinsäure und Pepton gleichfalls verwertet werden können, wiewohl dies schwieriger zu erfolgen scheint.

4. Die Entwicklung der Wurzeln.

Wie bereits erwähnt, variiert die Länge der Wurzeln in Reinkulturen je nach der Stickstoffquelle (Tab. 44). Die kürzeste Länge finden wir bei den Kiefern- und Fichtenpflänzchen auf KNO_3, NH_4Cl und Asparagin, die längste bei denselben auf Nukleinsäure. Die Wurzeln der letzteren sind ca. 4—6 mal so lang als die der ersteren. Auf stickstoffreiem Substrat sind sie ungefähr dreimal so lang als auf Ammoniumchlorid, und das Fichtenpflänzchen auf Pepton hat ungefähr doppelt so lange Wurzeln als die Ammoniumpflänzchen. Wie erwähnt, ist der Grund dieser Unterschiede zweifelsohne in der N-Quelle zu suchen. Auf leicht assimilierbaren Stickstoffverbindungen entwickeln sich die Wurzeln weniger kräftig, auf schwerer assimilierbaren (einschl. der stickstoffreien Medien) dagegen finden wir ein intensives Längenwachstum mit reichlicher Verzweigung. Einen Parallelismus zwischen der Wasserstoffionenkonzentration und dem Wachstum der Wurzeln gibt es nicht.

Die Entwicklung der Saugwurzeln hängt gleichfalls einigermaßen von der N-Quelle ab. Diese Wurzeln sind im allgemeinen sehr dünn

nämlich 0,15—0,2 mm dick. Ausnahmen von dieser Regel bilden jedoch die Kiefernpflänzchen auf Asparagin, die teilweise stark verdickte Saugwurzeln erhalten. Die Saugwurzeln setzen ihr Wachstum jedes Jahr fort und können infolgedessen eine erhebliche Länge erreichen. Die größte Länge erreichten sie bei den Versuchen mit Nukleinsäure und Pepton; bei diesen Versuchen waren die zweijährigen Saugwurzeln bis zu 20 mm lang. Auf NH_4Cl und KNO_3 hatten zweijährige Saugwurzeln eine Länge bis zu 10 mm, auf stickstoffreiem Substrat waren sie noch etwas kürzer. Im ersten Jahre erreichten sie auf stickstoffreien Medien eine Länge von ungefähr 3 mm.

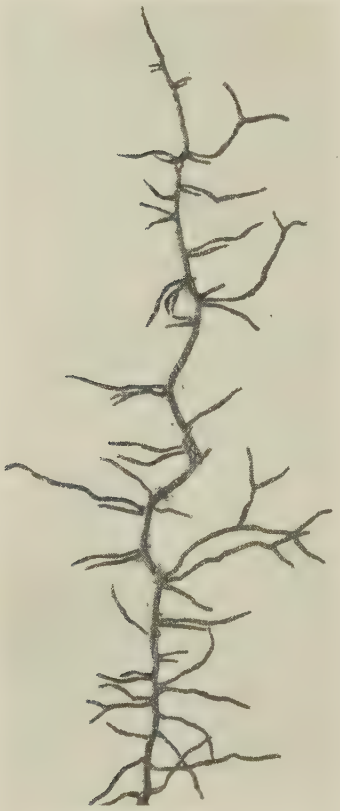

Fig. 23. Seitenwurzel einer dreijährigen Kiefer aus Reinkultur auf Nukleinsäure als N-Quelle. — Vergr. 3 : 1.

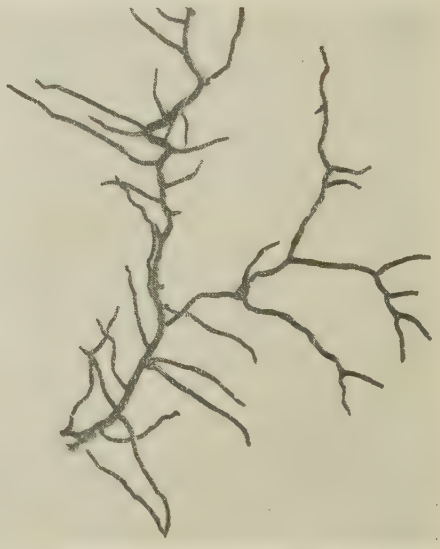

Fig. 24. Detailbild einer Seitenwurzel einer dreijährigen Kiefer aus Reinkultur auf Nukleinsäure als N-Quelle. — Falsche Gabelverzweigung. — Vergr. 3 : 1.

Die längeren Saugwurzeln sind nicht selten stark verzweigt. Dies war namentlich bei den Kiefernversuchen auf Nukleinsäure der Fall, bei denen mitunter eine anscheinend gabelförmige Verzweigung entstand (Fig. 23, 24). Daß es sich hier nicht um eine Gabelverzweigung von demselben Typus wie bei der Mykorrhiza handelt, erhellt aus Fig. 24, in der wir deutlich den razemösen Charakter der Gabeln

erkennen. Auch auf stickstoffreiem Substrat wurden bei Kiefern derartige razemös gebildete „Gabeln“ beobachtet (Fig. 25).

Es ist bemerkenswert, daß sich sowohl bei den Kiefern- und Fichtenversuchen auf Nukleinsäure als bei den Fichtenversuchen auf stickstoffreiem Substrat die Saugwurzeln gewöhnlich gruppenweise entwickeln. Sie wachsen nämlich in Gruppen von zweien oder dreien dicht nebeneinander hervor, wie wir dies in Fig. 23 und 26 sehen. An der Spitze der in Fig. 23 abgebildeten Wurzel ist diese Erscheinung ganz besonders deutlich zu sehen. Es handelt sich hier nicht um eine Verzweigung der Saugwurzeln; diese führen vielmehr vereint bis in den Perizykel hinein. Aus derselben Anlage können demnach zwei oder drei Seitenwurzeln entstehen. Diese abnorme Erscheinung hängt wahrscheinlich irgendwie mit dem Mangel an leicht assimilierbarem Stickstoff zusammen. Auf NH_4Cl oder KNO_3 als Stickstoffquelle findet man keine paarweise Anordnung der Saugwurzeln (Fig. 27).

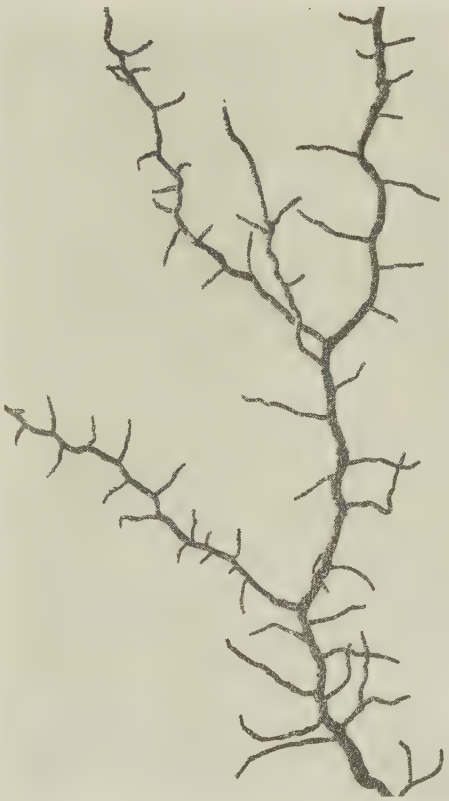

Fig. 25. Seitenwurzel einer dreijährigen Kiefer aus Reinkultur auf stickstoffreiem Boden. — Vergr. 3 : 1.

Die Ausbildung von Wurzelhaaren an den Saugwurzeln älterer Pflänzchen ist nicht ganz so regelmäßig, wie man nach einem Studium einjähriger Pflänzchen annehmen könnte. In dreijährigen Kulturen waren sie am besten auf NH_4Cl als Stickstoffquelle ausgebildet; auf KNO_3, Asparagin, Nukleinsäure und Pepton waren sie dagegen oft reduziert oder fehlten bisweilen gänzlich. Auf stickstoffreiem Substrat waren sie auch gewöhnlich mehr oder weniger reduziert. Die Langtriebe

haben viel regelmäßiger Wurzelhaare, die hier nicht selten subepidermal entspringen.

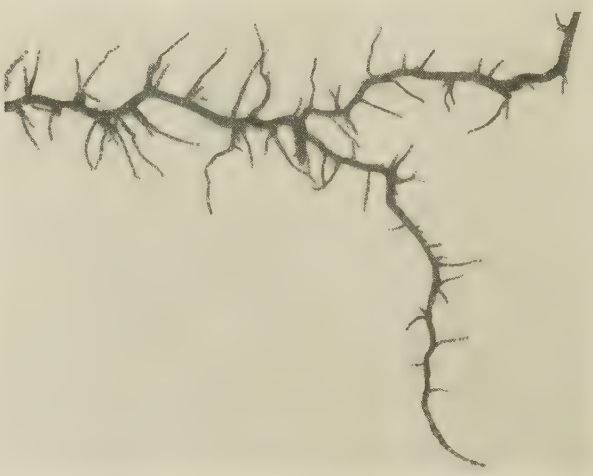

Fig. 26. Seitenwurzel einer dreijährigen Fichte aus Reinkultur auf stickstofffreiem Boden. — Vergr. 3 : 1.

Fig. 27. Seitenwurzel einer dreijährigen Fichte aus Reinkultur auf NH_4Cl als N-Quelle. — Vergr. ca. 3 : 1.

5. Das Verhalten der Pflänzchen zur Wasserstoffionenkonzentration.

Die ursprüngliche Wasserstoffionenkonzentration war bei den Versuchen auf KNO_3, NH_4Cl und Asparagin ungefähr gleich,

nämlich p_H 4,2—4,6. Bei den Versuchen mit Nukleinsäure war p_H zu Beginn 3,4 und bei denen mit Pepton 5,4. Ob die hohe Wasserstoffionenkonzentration bei den Nukleinsäureversuchen im ersten Jahre das Wachstum schädlich beeinflußte, läßt sich nicht sicher entscheiden, da es nicht bekannt ist, welche Wasserstoffionenkonzentration für die Kiefern- und Fichtenpflänzchen die optimale ist. Die Sachlage in der Natur legt jedoch die Vermutung nahe, daß wir eher mit einer ziemlich breiten optimalen Zone als mit einem scharf begrenzten Optimum zu rechnen haben[1]).

Es ist eine bemerkenswerte Erscheinung, daß sich die Wasserstoffionenkonzentration fast in allen Versuchen (mit Ausnahme des Fichtenversuches auf Ammoniumchlorid) in neutraler Richtung verschob. Dies ist auch bei den Versuchen mit zugesetzten Mykorrhizapilzen der Fall (Tab. 37). Die Verschiebung ist desto größer, je länger der Versuch gedauert hat. In den Kulturen mit *Pinus silvestris* (ohne Mykorrhiza) auf stickstoffreiem Substrat änderte sich p_H nach $2^1/_2$ Vegetationsperioden von 4,2 auf 4,9 und nach drei Sommern auf 5,1; in denen auf Nukleinsäure nach 3 bzw. $3^1/_2$ Sommern von p_H 3,4 auf 4,7 bzw. 5,1. Am größten war die Verschiebung bei den Kiefernversuchen auf KNO_3, bei denen sich p_H nach drei Sommern von 4,3 nach 6,0 veränderte, am geringsten dagegen bei dem Fichtenversuche auf Pepton und den Kiefernversuchen auf NH_4Cl mit einer Verschiebung von p_H 5,4 nach 5,7 bzw. von p_H 4,3 nach 4,6. In den Fichtenversuchen auf NH_4Cl dagegen verschob sich die Wasserstoffionenkonzentration in saurer Richtung, nämlich von p_H 4,3 nach 3,8.

Daß sich die Wasserstoffionenkonzentration bei den Versuchen mit KNO_3 in neutraler Richtung verschob, läßt sich durch den physiologisch basischen Charakter der Nitrate erklären. Die entsprechenden Veränderungen auf den anderen N-Quellen dagegen ebenso wie die auf stickstoffreiem Substrat sind viel schwerer zu erklären. Namentlich ist die Verschiebung der Wasserstoffionenkonzentration von p_H 4,3 nach 4,6 bei den Kiefernversuchen auf NH_4Cl überraschend. Da ausgewaschener Sand nach den Untersuchungen Shives (1920) die Wasserstoffionenkonzentration der Nährlösungen nicht beeinflußt, muß der Grund bei den Pflänzchen zu suchen sein. Man könnte sich ja vorstellen, daß die Wurzeln durch selektive Absorption der Ionen die p_H verändert haben. Nach Hoagland (1918, 1919) sollen nämlich die Pflanzen auf diese Art und Weise die Wasserstoffionenkonzentration der Nährflüssigkeiten regeln können. Hoagland unternahm Versuche mit Gerste *(Hordeum)* in sauren, neutralen und basischen

1) H. Hesselman (noch nicht veröffentlichte Untersuchungen).

Lösungen. In sauren und alkalischen Medien verschob sich p_H zu neutraler Reaktion, während sich neutrale Lösungen nicht veränderten Arrhenius (1920) fand gleichfalls, daß die Pflanzen die Wasserstoffionenkonzentration der Nährflüssigkeit selbst regeln können Gegen die Ansicht Hoaglands und Arrhenius hat jedoch Olsen (1921) Einwände erhoben. Olsen glaubt, daß die Richtung der Verschiebungen der Wasserstoffionenkonzentration, die die Pflänzchen verursachen, ganz davon bestimmt wird, ob die Stickstoffquelle einen physiologisch sauren oder basischen Charakter hat.

Der Umstand, daß sich die Wasserstoffionenkonzentration beim Peptonversuche im Vergleich mit den saureren Nährlösungen (z. B. bei den Nukleinsäureversuchen) verhältnismäßig unerheblich verschoben hat, spricht für die Ansicht Hoaglands, daß eine selektive Absorption der Ionen stattgefunden hat. Wenn dies aber auch bis zu einem gewissen Grade der Fall war, so erscheint es mir doch wahrscheinlich, daß die Wasserstoffionenkonzentration außerdem durch die von den Wurzeln abgegebenen Phosphatide beeinflußt worden ist. Die Ammoniumbasen werden nämlich von den Phosphatiden leicht abgespalten und können daher die Wasserstoffionenkonzentration verändern.

6. Zusammenfassung.

1. Kiefern- und Fichtenpflänzchen wurden in Reinkulturen auf stickstoffreiem Substrat und auf NH_4Cl, KNO_3, Asparagin, Nukleinsäure und Pepton als Stickstoffquellen gezüchtet. Hierbei wurden u. a. folgende Ergebnisse erhalten.

2. Eine Bindung des freien Luftstickstoffes findet in Reinkulturen nicht statt.

3. Unter den anorganischen N-Verbindungen bilden NH_4Cl und KNO_3 gute Stickstoffquellen. NH_4Cl scheint besser verwertet zu werden als KNO_3.

4. Unter den organischen Stickstoffverbindungen kann Asparagin leicht assimiliert werden. Auch kompliziertere organische Verbindungen wie Nukleinsäure und Pepton können verwertet werden, wenn dies auch mit einigen Schwierigkeiten verbunden zu sein scheint.

5. Die Wurzeln von Pflänzchen auf Nukleinsäure und Pepton sind übermäßig verlängert und dies deutet gleichfalls an, daß diese N-Verbindungen nur schwer verwertet werden können.

6. Die Wasserstoffionenkonzentration wird von den Pflänzchen in neutraler Richtung verschoben, ganz unabhängig von der Stickstoffquelle. Eine Ausnahme bilden nur die Fichtenpflänzchen auf NH_4Cl.

IV. Pflänzchen und Pilz in Reinkultur.

Die Frage der physiologischen Natur der Waldbaummykorrhiza ist seit der bekannten ersten Arbeit Franks (1885) in der Literatur oft erörtert worden. Hierbei sind die verschiedensten Ansichten aufgetaucht und man kann mit Möller (1903, S. 338) sagen, daß nahezu alle denkbaren Hypothesen betreffs der Bedeutung der Mykorrhizabildung ihre Vertreter gefunden haben.

Einzelne Forscher sprechen der Mykorrhiza jede Bedeutung ab und betrachten ihre Pilze als mehr oder weniger unschädliche oder gefährliche Parasiten; diese Ansicht vertreten beispielsweise Gibelli, Sarauw, Möller, Fuchs und Mc Dougall. Andere dagegen betrachten die Pilze als für die betreffenden Pflanzen nützlich oder notwendig. Unter diesen Forschern seien außer Frank noch Stahl, Müller, v. Tubeuf, Elenkin und Rexhausen erwähnt.

Ich habe bereits bei einer früheren Gelegenheit erwähnt, daß die widersprechenden Resultate, zu denen die einzelnen Forscher gelangt sind, großenteils auf die Untersuchungsmethoden zurückzuführen sind. Die Schlußfolgerungen sind im großen und ganzen aus Beobachtungen in der Natur und aus dem anatomischen Bau gezogen worden. Namentlich erstere können divergierende Ansichten veranlassen. Ein Forscher, der Mullwälder untersucht hat, bei denen die Mykorrhiza in der Mullschicht schwach entwickelt ist, gelangt leicht zu der Überzeugung, daß sie gar keine Bedeutung hat; ein Forscher dagegen, der Rohhumusböden untersucht hat, gelangt zur gegenteiligen Anschauung. Auch ausschließlich aus einer anatomischen Untersuchung sichere Schlüsse über die Natur der Mykorrhizen zu ziehen, kann ein recht heikles Unternehmen sein. Die Mykorrhizen sind nämlich äußerst schwer zu fixieren und zu färben und dem Beobachter können infolgedessen wichtige Einzelheiten in ihrem Baue entgehen.

Ich habe ferner gezeigt (Melin 1923a; 1923b), daß die Basidiomyzetenmykorrhizen an Waldbäumen keineswegs ein für allemal fixiertes Gebilde sind. Ihre Entwicklung hängt in erster Linie von der Art und Virulenz des Pilzsymbionten ab. Haben die Pilze infolge der Bodenverhältnisse, herausdiffundierter Phosphatide usw. eine genügend hohe Virulenz, so entwickeln sich normale Mykorrhizen mit gut ausgebildetem Mantel und Réseau. Sind dagegen die Verhältnisse für die Pilze weniger günstig, so gelangen Mykorrhizen nur recht sporadisch zur Entwicklung und diese können außerdem ein wenig typisches Aussehen haben, indem ihnen ein Mantel fehlt und ihre Verzweigung weniger intensiv wird. Man muß wenigstens die

ersterwähnte, optimal entwickelte Mykorrhiza als ein mutualistisches symbiontisches Gebilde betrachten, in dem beide Teile durch die Symbiose begünstigt werden (Melin 1923a).

Im Gegensatz zur Basidiomyzetenmykorrhiza war die *Rhizoctonia*-Mykorrhiza in Reinkulturen ein einseitiges parasitisches Gebilde. Die Pflänzchen wurden nämlich bald von den Hyphen getötet.

Im Folgenden teile ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Basidiomyzetenmykorrhiza in Reinkulturen mit. Der *Rhizoctonia*-Mykorrhiza habe ich bisher keine besondere Aufmerksamkeit gewidmet, da sie nur sehr selten aufzutreten scheint (Melin 1923 a).

Versuche wurden mit *Pinus silvestris*, *P. montana*, *Larix europaea* und *Picea Abies* ausgeführt. Als Kulturgefäße wurden die oben erwähnten Doppelkolben benützt. Die Versuchsanordnung war im übrigen die gleiche wie bei den Pflänzchen ohne Pilz (vgl. oben).

1. Die Mykorrhiza als nahrungsaufnehmendes Organ für den höheren Symbionten.

Die nächstliegende Annahme ist die, daß die Mykorrhiza für den höheren Symbionten in erster Linie ein nahrungsaufnehmendes Organ ist, also ganz wie die Wurzel allein. Für diese Annahme spricht auch der Umstand, daß Rexhausen (1920) in Mykorrhizen von Kiefern und Fichten innerhalb des Mantels eine Anhäufung von hauptsächlich Eiweißstoffen und außerdem auch Kalium- und Phosphorverbindungen gefunden hat.

Da die Mykorrhiza fast konstant in Rohhumusböden auftritt, in denen die organischen Stickstoffverbindungen mehr oder weniger langsam abgebaut werden, während sie in Humusböden mit einem raschen Abbau fehlt oder nur schwach entwickelt ist, kann man a priori vermuten, daß die Mykorrhiza für die Stickstoffernährung des höheren Symbionten eine Rolle spielt. Zu dieser Anschauung sind auch wirklich die meisten Forscher gelangt, die die Waldbaummykorrhiza eingehend studiert haben und ihre Bedeutung nicht leugnen.

Im Einklang mit dieser Arbeitshypothese habe ich meine Untersuchungen unter besonderer Berücksichtigung der Stickstoffernährung des höheren Symbionten ausgeführt.

a) Kann die Mykorrhiza in Reinkulturen den freien Luftstickstoff assimilieren?

1. Die Ansichten P. E. MÜLLERS und MÖLLERS über die Stickstoffbindung.

Der dänische Forscher P. E. Müller hat bekanntlich die Ansicht geäußert, *Pinus montana* habe durch ihre Mykorrhiza die

Fähigkeit, den freien Luftstickstoff zu binden. Er erwähnt in seiner Arbeit über das Verhalten der Bergkiefer zur Fichte in Heidenkulturen auf Westjütland (Müller 1903), daß sich die Fichte *(Picea Abies)* auf den dortigen Heiden nur schwer entwickelt. In den Kulturen wächst sie zwar während der ersten Jahre ein wenig, stellt aber ihr Wachstum recht bald ein und stirbt allmählich ab. Das geringe Wachstum wird jedoch überwunden, wenn man die Fichten mit Bergkiefern mischt. Ein Unterschied im physikalischen Zustande des Bodens zwischen den Lokalitäten mit gutem und denen mit schlechtem Wachstum war nicht zu finden. Nach der Ansicht Müllers ist auch nicht der Nadelabfall der Bergkiefer der Faktor, der die günstige Veränderung des Aussehens der Fichte verursacht. Er vermutet, daß die Fichte an Stickstoffhunger leidet. Die Bergkiefer kann durch ihre Gabelmykorrhizen den freien Luftstickstoff assimilieren. Sterben diese dann ab, so erhält der Boden einen Stickstoffzuschuß, der dann den Fichten zugute kommt. Nach Müller war dieselbe Erscheinung auch auf den norddeutschen Heiden zu finden. Man hat dort Versuche unternommen, zwischen die Fichten Leguminosen zu säen, und die Fichten wachsen dann viel kräftiger als vorher.

Auf der Grundlage der erwähnten Annahme Müllers führte Möller in Eberswalde Laboratoriumsversuche mit *Pinus montana* aus. Er pflanzte im Frühjahre 1905 einjährige Pflänzchen in drei Blumentöpfe mit stickstoffreiem Quarzsande. Zwei von diesen Blumentöpfen wurden täglich oder jeden zweiten Tag mit einer Lösung von 0,00125 % KCl, 0,0025 % $MgSO_4$ (a), der dritte außerdem mit 0,02 % $NaNO_3$ (b) bewässert. Bis Ende Juli war im Aussehen der Pflänzchen kein Unterschied zu bemerken. Ab Anfang August sahen jedoch die mit Nitrat gedüngten Pflänzchen kräftiger aus und nahmen eine dunklere grüne Farbe an als die anderen.

Am 25. Oktober (1905) wurden die Pflänzchen ausgehoben und auf Stickstoff analysiert:

	Stickstoffmenge per Pflänzchen g
A. Einjährige Pflänzchen vor dem Versuche	0,0108
B. Zweijährige Pflänzchen ohne Stickstoff	0,0119
C. Zweijährige Pflänzchen mit Stickstoff	0,0295

Aus diesen Versuchen schließt Möller (1906), daß *Pinus montana* den freien Luftstickstoff nicht assimilieren kann.

Möller (1903) untersuchte auch *Pinus silvestris* in analoger Weise. In jeden von drei Blumentöpfen mit stickstoffreiem Quarzsand

wurden Ende April einjährige Pflänzchen von *Pinus silvestris* mit gut entwickelter Mykorrhiza gepflanzt. Während der ganzen Vegetationsperiode (bis zum 12. Nov.) wurden zwei von diesen Töpfchen täglich oder jeden zweiten Tag mit der stickstoffreien Nährlösung von a, der dritte mit der nitrathältigen Nährlösung b bewässert. Anfangs entwickelten sich alle Pflänzchen gleich. Ab Juni war jedoch ein kleiner Unterschied in der Blattfarbe zu bemerken: Die Pflänzchen auf stickstoffreiem Substrat waren etwas bleicher. Allmählich stellte sich auch ein Unterschied in der Nadellänge ein. Am Ende der Versuche (14. Nov.) waren die Nitratpflanzen dunkelgrün, nur wenige untere Nadeln waren braun und Stamm und Spitzenknospe waren kräftig entwickelt. Die Pflänzchen auf stickstoffreiem Sand hatten lichtgrüne bis gelbliche und eine große Anzahl brauner Nadeln, der Stamm war nur halb so dick wie bei ersteren und die Spitzenknospe verkümmert.

Die Stickstoffanalysen, die von Ramann ausgeführt wurden, ergaben folgendes Resultat:

	Stickstoffgehalt per Pflänzchen gr
A. Die zum Versuche benützten einjährigen Pflänzchen	0,0014
B. Pflänzchen ohne Stickstoff am Ende des Versuches	0,0068
C. Pflänzchen mit Stickstoff am Ende des Versuches	0,0132

Wir sehen, daß auch bei den B-Pflänzchen auf stickstoffreiem Sande eine Erhöhung des Stickstoffgehaltes stattgefunden hat. Dies ist aber nach Möller teils darauf zurückzuführen, daß die in diesem Blumentopfe benützten Pflänzchen schon zu Beginn des Versuches kräftiger waren als die anderen und teils darauf, daß die Wurzeln aus der Luft Ammoniak aufgenommen hatten (0,003 gr per Pflänzchen).

In der Nitratkultur hatten die Pflänzchen am Ende des Versuches schön entwickelte Mykorrhizen, in den Kulturen ohne Stickstoff dagegen nur schwach entwickelte.

Analoge Versuche unternahm Möller gleichzeitig mit Eichen. Am Ende des Versuches wogen drei Pflänzchen auf stickstoffreiem Sande 24,96 gr mit 0,64% N, während drei Pflänzchen mit Nitratdüngung 37,38 gr mit 1,13% N wogen.

Die Ansichten P. E. Müllers und Möllers stehen demnach im Widerspruch. Wenn auch die Experimente Möllers bei flüchtigem Blick überzeugend wirken, so lassen sich doch gegen ihre Anordnung möglicherweise einzelne Einwände erheben. Bei Kulturen unter nicht aseptischen Verhältnissen können fremde Mikroorganismen die Versuchsresultate störend beeinflussen. Ferner war bei den Versuchen Möllers

kein direkter Vergleich zwischen Pflänzchen mit und ohne Mykorrhiza möglich. Es läßt sich infolgedessen beispielsweise nicht sicher entscheiden, ob nicht der relativ hohe Stickstoffgehalt der B-Pflänzchen in dem Versuche mit *Pinus silvestris* einer Assimilation des freien Luftstickstoffs zuzuschreiben ist.

2. Meine eigenen Kulturversuche.

Wir haben oben gesehen, daß die Mykorrhizapilze allein in Reinkulturen den freien Luftstickstoff nicht binden. Trotz dieser negativen Ergebnisse könnte man sich aber doch vorstellen, daß sie in Symbiose mit den Wurzeln diese Fähigkeit besitzen könnten. Um dies zu ermitteln, habe ich auf stickstoffreiem Substrat[1]) Versuche mit *Pinus silvestris*, *P. montana*, *Picea Abies* und *Larix europaea* unternommen. Diese Versuche wurden parallel mit den oben erwähnten Kulturen ohne Pilz angestellt und aus diesem Grunde war ein direkter Vergleich zwischen den Pflänzchen mit und denen ohne Mykorrhiza möglich.

Das Aussehen der Kiefern- und Fichtenpflänzchen ist nach der dritten Vegetationsperiode im großen und ganzen dasselbe, gleichgültig ob Mykorrhizapilze eingeimpft wurden oder nicht.

In den Figuren 28—31 findet man dreijährige Pflänzchen von *Pinus silvestris* und *P. montana* mit und ohne Mykorrhizapilz abgebildet.

Im zweiten Sommer haben die Pflänzchen noch immer eine frisch grüne Farbe und sehen mitunter kräftiger aus als die entsprechenden Pflänzchen ohne Pilz (Melin 1923 a, Fig. 40 und 41). In der dritten Vegetationsperiode wird die Farbe jedoch blaßgrün bis gelbgrün, die Nadeln des ersten und manchmal auch die des zweiten Jahres sterben ab und werden braun. Wie aus Tab. 38 erhellt, nimmt die Nadellänge im dritten Jahre ganz erheblich ab; dies ist, wie schon früher erwähnt, auch bei Pflänzchen ohne Mykorrhizapilz der Fall.

Der Umstand, daß sich das Aussehen der Pflänzchen sukzessiv verschlechtert, so daß sie nach dem dritten Jahre im Absterben sind, deutet an, daß keine Bindung des freien Luftstickstoffes erfolgt ist. Die Reservenahrung, die mit den Samen zugeführt wurde, und der Ammoniak, der aus der Laboratoriumsluft absorbiert wurde, bildeten augenscheinlich die einzige Stickstoffquelle der Pflanzen. In der Flüssigkeit des Rundkolbens wurde am Ende der Versuche eine

1) Vgl. Anmerkung S. 52.

schwache Reaktion mit NESSLERS Reagens erhalten. Im Sande war dagegen bei den meisten Versuchen mit eingeführtem Mykorrhizapilz keine NH_3-Reaktion zu erhalten. Man hat allen Grund zu der Vermutung, daß die überall im Sande vorkommenden Pilzhyphen leicht

Fig. 28. Dreijährige *Pinus silvestris* aus Reinkultur auf stickstoffreiem Substrat. Ohne Mykorrhiza. — ¾ nat. Größe.

die kleinen Mengen von Ammoniak aufnehmen können, die in der Nährflüssigkeit absorbiert sind.

In Tab. 39 teile ich das Ergebnis der ausgeführten Bestimmungen betreffs des Stickstoffgehaltes von zwei- bis dreijährigen Pflänzchen von *Pinus silvestris, P. montana, Picea Abies* und *Larix europaea*

mit. Wir sehen, daß der N-Gehalt bei den untersuchten zweijährigen Pflänzchen von *Pinus silvestris* mit Pilz etwas höher ist als bei denen ohne Pilz. Es wäre aber voreilig, daraus den Schluß zu ziehen, daß eine Assimilation des freien Luftstickstoffes durch die Mykorrhiza erfolgt wäre. Pflänzchen aus $2^1/_2$—3 Vegetationsperioden

Fig. 29. Dreijährige *Pinus silvestris* aus Reinkultur auf stickstoffreiem Substrat. Mit *M. R. silvestris* γ geimpft. — ¾ nat. Größe.

alten Kulturen haben nämlich im großen und ganzen denselben Stickstoffgehalt, gleichgültig, ob man sie mit Mykorrhizapilzen geimpft hatte oder nicht. Pflänzchen von *Pinus montana*, *Picea Abies* und *Larix europaea* weisen mit Mykorrhizapilzen keinen höheren Stickstoffgehalt auf als ohne Mykorrhizen.

Wir sind demnach zu der Schlußfolgerung berechtigt, daß in den Reinkulturen keine Assimilation des freien Luftstickstoffes stattgefunden hat, und zwar weder durch die Pflänzchen selbst, noch durch ihre Mykor-

Fig. 30. Dreijährige *Pinus montana* aus Reinkultur auf stickstoffreiem Substrat. Ohne Mykorrhiza. — ¾ nat. Größe.

rhizapilze. Die Erhöhung des Stickstoffgehaltes, die nach dem Keimen des Samens eintrat, dürfte dem Luftammoniak zuzuschreiben sein, der von der Kulturflüssigkeit absorbiert wurde.

b) Das Verhalten der Mykorrhiza zu anorganischen und organischen Stickstoffverbindungen.

1. Frühere Ansichten.

Nach der Anschauung Stahls (1900) ermöglichen die Mykorrhizapilze dem höheren Symbionten die Aufnahme anorganischer Nähr-

Fig. 31. Dreijährige *Pinus montana* aus Reinkultur auf stickstoffreiem Substrat. Mit *Boletus luteus* geimpft. — ¾ nat. Größe.

salze — demnach auch von Stickstoffverbindungen — in der notwendigen Menge. Auf Standorten, auf denen Bodenpilze mit den höheren Pflanzen stark um die Nährsalze konkurrieren, sind erstere infolge ihrer ausgeprägten Fähigkeit, auch sehr kleine Salzmengen

chemotropisch aufzusuchen und zu verwerten, den Wurzeln in der Konkurrenz überlegen. Namentlich in Waldhumus können Pflanzen ohne Mykorrhiza den Kampf mit den Pilzhyphen nur in den Fällen aufnehmen, in denen sie über ein sehr ausgedehntes Wurzelsystem verfügen.

Fig. 32. *Pinus silvestris* aus Reinkultur auf NH_4Cl als N-Quelle nach 2½ Vegetationsperioden. Ohne Mykorrhiza. — ¾ nat. Größe.

Frank (1888, 1892) sah dagegen die Bedeutung der Mykorrhizapilze darin, daß sie alle notwendigen Nährstoffe aus dem Boden aufnehmen und ihre Weitergabe vermitteln. Er sagt diesbezüglich (1892a, S. 263) u. a.: „Die gesamte Zufuhr von Wasser und von Nährstoffen, soweit letztere aus dem Boden stammen, verdankt der Baum seinen Mykorrhizapilzen, was sich ja schon ohne weiteres aus dem

Umstande ergiebt, daß die ganze nahrungaufsaugende Oberfläche des Wurzelsystems von dem Pilze gebildet wird.“ Nach Frank werden hierbei auch die organischen Verbindungen in der Humusdecke an die Wurzeln überführt. Der Anschauung Franks schließt sich im wesentlichen auch Elenkin (1908) an.

Fig. 33. *Pinus silvestris* aus Reinkultur auf NH_4Cl als N-Quelle nach 2½ Vegetationsperioden. Mit *M. R. silvestris* γ geimpft. — ¾ nat. Größe.

Andere Forscher, wie v. Tubeuf (1903), sehen die Bedeutung der Waldbaummykorrhizen darin, daß sie den organischen Humusstickstoff assimilieren.

Falck (1923) hat die Mykorrhizafrage unlängst einer kritischen Prüfung unterzogen. Er versteht (l. c., S. 49) unter Mykotrophie die

Aufnahme rein organischer Nahrung aus humusbildenden Abfallstoffen durch die Wurzeln mittels dazu befähigter Fadenpilze. Auch der Kohlenstoff wird hierbei teilweise durch die Mykorrhizen überführt.

2. Meine eigenen Kulturversuche.

Ich habe mit *Pinus silvestris* und *Picea Abies* in Doppelkolben auf folgenden Stickstoffquellen Versuche ausgeführt[1]):

1. Ammoniumchlorid,
2. Nukleinsäure,
3. Pepton.

Fig. 34. *Picea Abies* aus Reinkultur auf NH_4Cl als N-Quelle nach 2½ Vegetationsperioden. Ohne Mykorrhizapilz. — ¾ nat. Größe.

Die Kulturen wurden parallel und gleichzeitig mit den entsprechenden Kulturen ohne Pilz (vgl. oben) angelegt. Die Nährlösungen waren in beiden Fällen die gleichen. Die aseptischen Keime wurden gewöhnlich 14 Tage nach ihrem Einpflanzen in den Kolben geimpft. Auf NH_4Cl wurden *Boletus luteus*, *M. R. silvestris* γ und *M. R. Abietis* untersucht, auf Nukleinsäure *M. R. silvestris* α, β, γ und *M. R. Abietis*, auf Pepton *M. R. silvestris* β, γ und *M. R. Abietis*.

Anorganische Stickstoffverbindungen. Auf Ammoniumchlorid als Stickstoffquelle entwickeln sich die Kiefern- und Fichtenpflänzchen im großen und ganzen gleich, gleichgültig, ob man Mykorrhizapilze eingeimpft hat oder nicht. In den Fig. 33, 35 und 36 sind Ammoniumpflänzchen mit Mykorrhiza abgebildet. Bei einem Vergleiche mit den entsprechenden Pflänzchen ohne eingeimpfte Mykorrhizenpilze (Fig. 32, 34) findet man, daß das Wachstum in beiden Fällen sehr gut war. Die

1) Außerdem wurden Kolben mit Harnstoff als Stickstoffquelle angelegt. Diese wurden jedoch ebenso wie die entsprechenden Kolben ohne Mykorrhizapilze (vgl. oben) infolge eines unglücklichen Zufalls infiziert.

Farbe der Nadeln ist sowohl bei den geimpften als den nicht geimpften Pflänzchen frisch dunkelgrün.

Die Nadellänge war bei den untersuchten Kiefernpflänzchen mit Mykorrhizen etwas kürzer, als bei denen ohne Mykorrhizen. Bei den Fichtenpflänzchen war das Gegenteil der Fall, die Mykorrhizapflänzchen hatten etwas längere Nadeln als die Pflänzchen ohne Pilz (Tab. 40). Bei gleichzeitig untersuchten, $2^1/_2$ Vegetationsperioden alten Fichtenpflänzchen waren die Nadeln des dritten Jahres 15,8 (nicht geimpfte Pflänzchen) bzw. 21,5 mm (geimpfte Pflänzchen) lang. Es sei erwähnt,

Fig. 35. *Picea Abies* aus Reinkultur auf NH_4Cl als N-Quelle nach 2 Vegetationsperioden. Mit *M. R. Abietis* geimpft. — $^3/_4$ nat. Größe.

daß die Nadellänge der Fichtenpflänzchen mit Mykorrhiza ebenso wie die der nicht geimpften Pflänzchen im dritten Jahre erheblich größer ist als im zweiten. Bei zwei untersuchten Mykorrhizapflänzchen waren die Nadeln des dritten Sommers um 75 % länger als die des zweiten Sommers [1]).

Der Stickstoffgehalt ist perzentuell bei geimpften Pflänzchen ungefähr der gleiche wie bei ungeimpften (Tab. 41). Als Durchschnitts-

1) Bei den Kiefernpflänzchen waren die Nadeln des dritten Jahres bei der Beendigung der Versuche nicht vollkommen fertiggewachsen.

zahlen finden wir für Kiefernpflänzchen mit und ohne Mykorrhiza 2,86 % bzw. 2,64 % und für die entsprechenden Fichtenpflänzchen 2,86 % bzw. 2,76 %. Die totale Stickstoffmenge war dagegen bei normal entwickelten, nicht geimpften Ammoniumpflänzchen größer als bei gleichalten Mykorrhizapflänzchen; dies ist darauf zurückzuführen, daß die Trockensubstanz bei ersteren größer war als bei letzteren.

Fig. 36. *Picea Abies* aus Reinkultur auf NH_4Cl als N-Quelle nach $2^1/_2$ Vegetationsperioden. Mit *M. R. Abietis* geimpft. — ¾ nat. Größe.

Zwei untersuchte gleich alte Kiefernpflänzchen mit und ohne Mykorrhiza enthielten 3,91 bzw. 5,05 mg N und die entsprechenden Fichtenpflänzchen 2,92 bzw. 4,61 mg. Andererseits ist aber der totale N-Gehalt bei mykorrhizatragenden Ammoniumpflänzchen größer als bei nicht geimpften Nitratpflänzchen (vgl. Tab. 41).

Da die geimpften Ammoniumpflanzen alle Saugwurzeln zu Mykorrhizen umgebildet hatten (vgl. unten),

muß man daraus den Schluß ziehen, daß die Mykorrhizapilze den Pflänzchen die Aufnahme von Ammoniumsalzen vermitteln können. Es ist aber möglich, daß diese Vermittlung in Reinkulturen etwas langsamer erfolgt als die direkte Aufnahme durch die Saugwurzeln allein. Der Umstand, daß sich die Nadellänge der Fichtenpflänzchen im dritten Jahre erheblich erhöhte, und zwar bedeutend mehr als bei mykorrhizafreien Pflänzchen, zeigt jedoch, daß die Pflänzchen unter der Pilzsymbiose nicht leiden.

Wie sich die Pflänzchen auf Nitrat mit Mykorrhizapilzen verhalten, läßt sich nicht sicher entscheiden, da diesbezüglich keine direkten Versuche ausgeführt worden sind. Es ist aber wahrscheinlich, daß auch die Nitrate ebenso wie die Ammoniumsalze von Mykorrhizapilzen, die Nitrat assimilieren, an die Wurzeln vermittelt werden können. Wie oben erwähnt, verhalten sich die einzelnen Pilzsymbionten in dieser Beziehung sehr verschieden.

Organische Stickstoffverbindungen. Auf Nukleinsäure und Pepton haben die dreijährigen geimpften Pflänzchen ein kräftigeres und normaleres Aussehen als die nicht geimpften. Die Nadeln der ersteren sind länger und ihre Farbe frischer dunkelgrün als die letzterer. In Fig. 38, 41 und 42 sind drei Kiefernpflänzchen mit Mykorrhizen abgebildet, und zwar die erste aus einer Kultur auf Nukleinsäure und die beiden anderen aus Peptonkulturen. Sie sind mit *M. R. silvestris* β (Fig. 38, 41) und *M. R. silvestris* γ (Fig. 42) geimpft. In Fig. 40 sehen wir ein dreijähriges Fichtenpflänzchen, das mit *M. R. Abietis* geimpft ist. Die Nukleinsäurepflänzchen in Fig. 38 und 40 können mit den entsprechenden Pflänzchen ohne Mykorrhiza in Fig. 37 und 39 verglichen werden. Die verschiedene Nadellänge bei Pflänzchen mit und ohne eingeimpften Pilz erhellt aus Tab. 40. Bei den Fichtenpflänzchen finden wir ebenso wie bei den Ammoniumpflänzchen eine erhebliche Steigerung der Nadellänge im dritten Jahre. Diese beträgt im zweiten und dritten Jahre auf Nukleinsäure 9,7 bzw. 16,8 mm und auf Pepton 9,5 bzw. 14,2 mm. Die Kiefernpflänzchen entwickelten im zweiten Jahre im allgemeinen nur Primärnadeln.

Der Stickstoffgehalt der analysierten Mykorrhizapflänzchen ist größer als der von Pflänzchen ohne Pilz (Tab. 41). Die größte Stickstoffmenge finden wir bei einem mit *M. R. silvestris* α geimpften Kiefernpflänzchen auf Nukleinsäure, nämlich 3,25 % der Trockensubstanz und 8,94 mg total, also einen erheblich höheren Stickstoffgehalt als bei den Ammonium- und Asparaginpflänzchen. Die entsprechenden Ziffern für ein normal entwickeltes Pflänzchen ohne Pilz

(Fig. 37) sind 1,27 und 2,88. Das Pflänzchen mit Mykorrhiza hat demnach einen ungefähr dreimal so großen Stickstoffgehalt als das

Fig. 37. Dreijährige *Pinus silvestris* aus Reinkultur auf Nukleinsäure als N-Quelle Ohne Mykorrhizapilz. — ¾ nat. Größe.

ohne Mykorrhiza. Bei den mit den β- und γ-Pilzen geimpften Nukleinsäurepflänzchen ist der Stickstoffgehalt nicht halb so groß als bei dem erwähnten Mykorrhizapflänzchen; er ist aber doch höher als bei dem Pflänzchen ohne Pilz. Die Kiefernpflänzchen auf Pepton verhalten sich ungefähr wie die zuletzt erwähnten Nukleinsäurepflänzchen.

Fig. 38. Dreijährige *Pinus silvestris* aus Reinkultur auf Nukleinsäure als N-Quelle. Mit *M. R. silvestris* β geimpft. — $^3/_4$ nat. Größe.

Die Fichtenpflänzchen mit Mykorrhiza haben dagegen nur einen unerheblich höheren Stickstoffgehalt als die nicht geimpften Pflänzchen.

Diese Versuche zeigen, daß die Mykorrhizen auf komplizierteren organischen Stickstoffverbindungen,

beispielsweise Nukleinsäure und Pepton, für die Pflänzchen nützliche Gebilde sind. In Reinkulturen vermitteln

Fig. 39. Dreijährige *Picea Abies* aus Reinkultur auf Nukleinsäure als N-Quelle. Ohne Mykorrhizapilz. — ¾ nat. Größe.

nämlich die Mykorrhizen den Pflänzchen die Aufnahme der erwähnten N-Verbindungen im großen und ganzen leichter, als dies die Wurzel allein tun kann.

Dieses Ergebnis findet auch in der Tatsache eine Stütze, daß die Wurzeln der Mykorrhizapflänzchen nicht übermäßig verlängert sind, wie dies bei mykorrhizafreien Pflänzchen auf Nukleinsäure und Pepton der Fall ist. Erstere haben nämlich eine totale Wurzellänge, die derjenigen der Ammoniumpflänzchen nahezu gleichkommt (Tab. 44). Auf Nukleinsäure sind die Wurzeln der Mykorrhizapflänzchen ungefähr 3—3,5 mal kürzer als die der nicht geimpften Pflänzchen.

Fig. 40. Dreijährige *Picea Abies* aus Reinkultur auf Nukleinsäure als N-Quelle. Mit *M. R. Abietis* geimpft. — ¾ nat. Größe.

Bei den Versuchen vermittelte der benützte Stamm von *M. R. silvestris a* die Aufnahme der Nukleinsäure intensiver als alle anderen untersuchten Arten. Dies steht mit der oben erwähnten Tatsache in Einklang, daß *Boletus luteus* und *B. variegatus* der Nukleinsäure gegenüber stark aktiv sind (Tab. 31). Wie erwähnt, können die einzelnen Mykorrhizapilze die verschiedenen organischen N-Verbindungen nicht gleich leicht verwerten.

Die Pilze bilden ebenso wie in den Flüssigkeitskulturen in ihrer Symbiose mit den Pflänzchen desamidierende Enzyme, durch die Ammoniak erzeugt wird. Dieses scheint jedoch zu einem wesentlichen Teile sofort von den Pilzen (bzw. Mykorrhizen) aufgenommen zu werden. Infolgedessen erfolgte keine Anhäufung von NH_3 im Sande.

Fig. 41. Dreijährige *Pinus silvestris* aus Reinkultur auf Pepton als N-Quelle. Mit *M. R. silvestris* β geimpft. Die Pflanze, die in den beiden ersten Jahren kümmerlich war, hat sich im dritten Jahre sehr gut entwickelt. — $^3/_4$ nat. Größe.

Bei den Kulturen auf Nukleinsäure wurde am Ende der Versuche mit Nesslers Reagens eine ziemlich schwache, bei denen auf Pepton eine mittelmäßige Reaktion erhalten (vgl. Tab. 42). Eine quantitative Bestimmung wurde nicht ausgeführt.

Es sei erwähnt, daß die geimpften Pflänzchen erst in der dritten Vegetationsperiode ein auffallend kräftigeres Aussehen aufwiesen als die nicht geimpften Pflänzchen. Es erscheint daher wahrscheinlich,

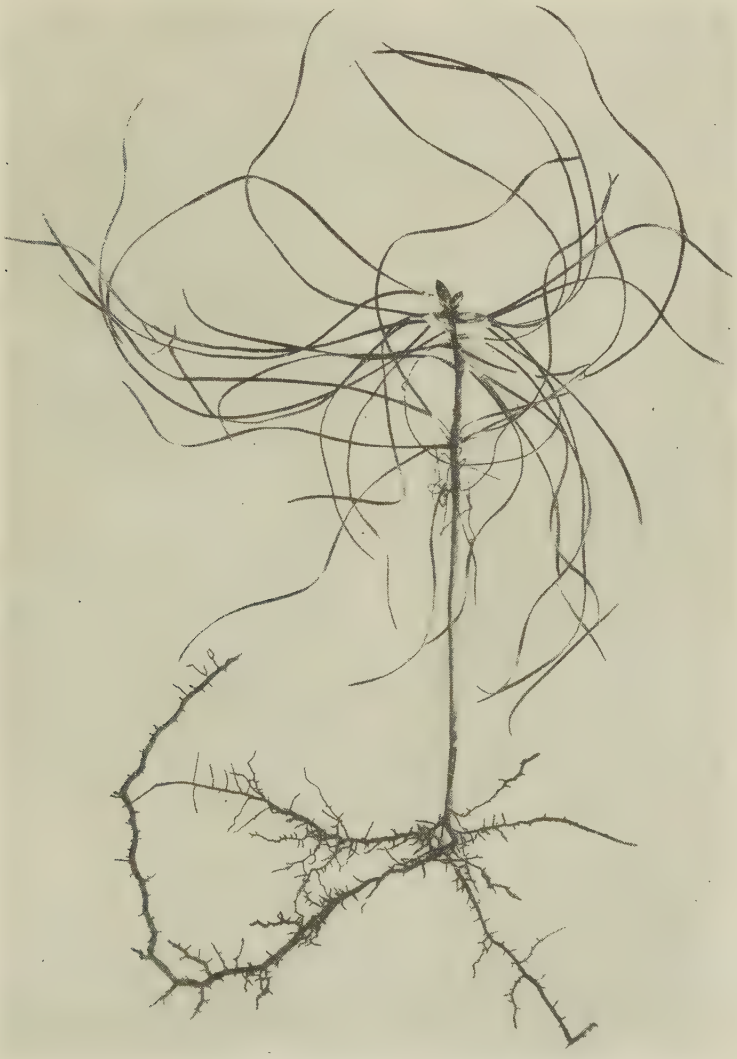

Fig. 42. Dreijährige *Pinus silvestris* aus Reinkultur auf Pepton als N-Quelle. Mit *M. R. silvestris* γ geimpft. — $^3/_4$ nat. Größe.

daß sich die Symbiose in den Reinkulturen nicht sofort stabilisiert hat. Besonders auffällig ist die kräftigere Entwicklung während des dritten Jahres bei dem in Fig. 41 abgebildeten Peptonpflänzchen, das

mit *M. R. silvestris β* geimpft worden war. Während der beiden ersten Vegetationsperioden war es schwach entwickelt, im dritten Sommer dagegen entwickelte sich ein Seitentrieb mit kräftigen, dunkelgrünen Nadeln.

c) Das Verhalten der Mykorrhizen zu anderen anorganischen Salzen.

Wie bereits oben erwähnt, ist STAHL (1900) zu dem Resultate gelangt, daß die Mykorrhizapilze den Wurzeln die Aufnahme der anorganischen Salze des Bodens vermitteln. Für diese Ansicht sprechen u. a. auch die Beobachtungen REXHAUSENS (1920), daß in den Mykorrhizen eine Anhäufung von Kalium- und Phosphorverbindungen stattfindet.

Ich habe soeben nachgewiesen, daß die Mykorrhizapilze in Reinkulturen wirklich Ammoniumsalze vermitteln. Wie verhalten sie sich aber zu anderen anorganischen Salzen?

Ich habe keine Versuche unter besonderer Berücksichtigung dieser Frage ausgeführt, habe demnach nicht mit verschiedenen Konzentrationen und Kombinationen von Salzen gearbeitet. Um mir aber trotzdem eine Ansicht über diese Frage bilden zu können, habe ich den Aschengehalt von etwa 50 Pflänzchen bestimmen lassen[1]). In Tab. 43 findet man einen großen Teil der Resultate zusammengestellt. Wenn auch der Aschengehalt sowohl bei geimpften als bei nicht geimpften Pflänzchen aus verschiedenen Gründen ziemlich variabel ist[2]), so kann man doch sagen, daß er bei beiden Gruppen ungefähr gleich ist. Man muß infolgedessen annehmen, daß anorganische Salze in Reinkulturen ebensogut durch die Mykorrhizen aufgenommen wurden als durch nicht verpilzte Wurzeln.

d) Die Entwicklung der Wurzeln und Mykorrhizen.

Es ist bereits betont worden, daß die Wurzeln der Mykorrhizapflänzchen auf Nukleinsäure und Pepton nicht übermäßig verlängert sind, wie dies bei nicht geimpften Pflänzchen der Fall war. Erstere haben vielmehr eine Wurzellänge, die nahezu mit der von Ammoniumpflänzchen zusammenfällt (Tab. 44). Diese Erscheinung hängt offenbar mit der Mykorrhizabildung zusammen. Infolge der Pilze hat der

1) Die Aschenbestimmungen wurden von Frau cand. phil. KARIN KNUTSON gleichzeitig mit den Stickstoffanalysen ausgeführt, und zwar nach der Methode von PREGL.

2) Der Grund des verschiedenen Aschengehaltes läßt sich nicht in jedem einzelnen Falle mit Sicherheit entscheiden.

Grund der Etiolierung der Wurzeln aufgehört, da sich der Stickstoffbedarf von den Mykorrhizen leichter hat decken lassen als von den nicht verpilzten Wurzeln.

Gegen diese Deutung ließe sich nun einwenden, daß die weniger reiche Verzweigung der Wurzeln dem Umstande zuzuschreiben sein könnte, daß die Pilze in diesem Falle die Wurzelentwicklung direkt hemmend beeinflußt haben. Dies kann aber nicht der Fall gewesen sein. Bei den Ammoniumpflänzchen finden wir nämlich keinen entsprechenden Unterschied. Die Wurzeln sind hier quantitativ ungefähr

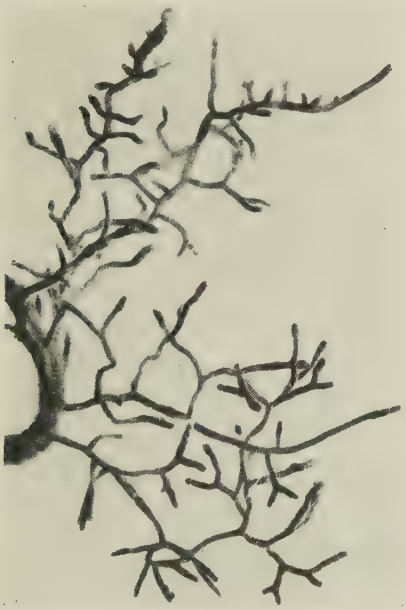

Fig. 43. Mykorrhizen einer dreijährigen *Pinus silvestris* aus Reinkultur auf NH_4Cl als N-Quelle. Pilz: *M. R. silvestris* γ. — Vergr. 3 : 1.

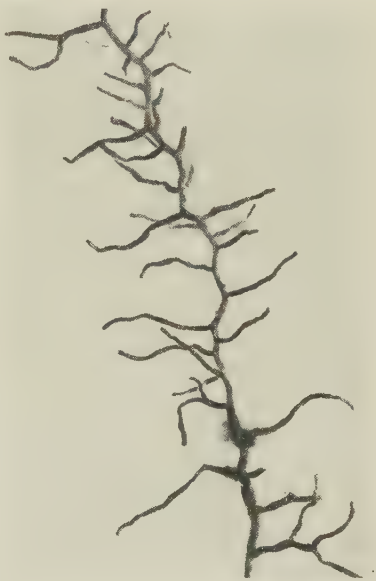

Fig. 44. Mykorrhizen einer dreijährigen *Pinus silvestris* aus Reinkultur auf stickstoffreiem Substrat. Pilz: *M. R. silvestris* γ. — Vergr. 3 : 1.

in derselben Weise entwickelt, gleichgültig ob Mykorrhizen vorhanden sind oder nicht. Auch auf stickstoffreiem Substrat haben die Wurzeln sowohl bei geimpften als bei nicht geimpften Pflänzchen ungefähr dieselbe Länge. In beiden Fällen sind sie etwas etioliert.

Die Entwicklung der Mykorrhizen in Reinkulturen bei ein- und zweijährigen Pflänzchen von Kiefern und Fichten habe ich ausführlich in einer früheren Arbeit geschildert (Melin 1923 a). Die dort mitgeteilten Beobachtungen stammen hauptsächlich von Pflänzchen auf stickstoffreiem Substrat. Was dreijährige Pflänzchen betrifft, so sind die Mykorrhizen am besten auf NH_4Cl, Nukleinsäure und Pepton als

Stickstoffquelle entwickelt. Alle Saugwurzeln waren hier zu Mykorrhizen entwickelt. Die Kiefernmykorrhizen waren hier oft mehr oder weniger reich verzweigt (Fig. 43), die Fichtenmykorrhizen dagegen gewöhnlich einfach. Beide gehören hauptsächlich dem ektendotrophen Typus an und haben im großen und ganzen einen gut entwickelten Hyphenmantel.

Auf stickstoffreiem Substrat waren die Mykorrhizen gewöhnlich dünner als auf den erwähnten Stickstoffquellen. Nicht selten fehlt hier der Mantel oder er ist nur in ihren basalen Teilen vorhanden. Sowohl die Kiefern- als die Fichtenmykorrhizen sind meistens einfach (Fig. 44), wenn sich auch bei der Kiefer bisweilen die Gabel- und Knollentypen entwickeln können (vgl. Melin 1923 a)[1]). Eine ziemlich große Anzahl von Saugwurzeln ist nur endotroph infiziert und zu Pseudomykorrhizen entwickelt (vgl. Melin 1923 a). Auch nicht infizierte Saugwurzeln sind zu finden.

e) Das Verhalten der Mykorrhizen zur Wasserstoffionenkonzentration.

Direkte Versuche zum Studium des Einflusses der Wasserstoffionenkonzentration auf die Mykorrhizabildung sind nicht unternommen worden. Da sich aber die untersuchten Mykorrhizapilze am besten bei p_H 5 oder ein wenig darunter entwickeln, so hat man Grund zu der Vermutung, daß sich die Mykorrhiza am leichtesten bei dieser Wasserstoffionenkonzentration konstituiert. Vieles spricht auch dafür, daß dies in den Reinkulturen wirklich der Fall war. Bei den untersuchten einjährigen Nukleinsäurepflänzchen waren die Mykorrhizen schwach entwickelt und dies kann möglicherweise auf die Wasserstoffionenkonzentration zurückzuführen sein, die bei diesen Versuchen anfangs p_H 3,4 betrug (Tab. 37). Dagegen hatte bei dreijährigen Pflänzchen mit p_H ca. 5,0 in den Nährlösungen, wie erwähnt, eine reichliche Mykorrhizenbildung stattgefunden.

In allen Kulturen erfolgte eine Verschiebung der Wasserstoffionenkonzentration in neutraler Richtung. Auf NH_4Cl als Stickstoffquelle war diese Verschiebung freilich sehr gering, nämlich nach zwei Vegetationsperioden von p_H 4,3 nach p_H 4,4—4,5. Am größten war sie bei den Kulturen auf Nukleinsäure, nämlich von p_H 3,4 nach p_H 5,1, auf Pepton dagegen ziemlich gering, und zwar nach drei Sommern

1) *Boletus luteus* hatte auf stickstoffreiem Substrat bei dreijährigen Pflänzchen von *Pinus silvestris* die Bildung einzelner junger Knollen verursacht. Wie bereits früher erwähnt (Melin 1924 b), bildeten *B. variegatus* und *M. R. silvestris* α bei *Pinus montana* auf stickstoffreiem Substrat einzelne Knollenmykorrhizen.

von p_H 5,4 nach p_H 6,0 (Tab. 37). Die Erklärung für diese Verschiebungen dürfte im großen und ganzen dieselbe sein wie die für die Pflanzen allein (vgl. oben). Auf Nukleinsäure und Pepton hat aber außerdem das erzeugte Ammoniak zur Verschiebung beigetragen. Es ist bemerkenswert, daß sich die Tendenz der Pilze, auf NH_4Cl und auf stickstoffreiem Substrat p_H in saurer Richtung zu verschieben (vgl. oben), bei der Symbiose nicht bemerkbar gemacht hat.

2. Die Mykorrhiza als ein für den höheren Symbionten schädliches Gebilde.

Bei den beschriebenen Versuchen auf anorganischen und organischen Stickstoffverbindungen stellte sich zwischen den beiden Symbionten offenbar ein Gleichgewicht ein. Es kann nun vorkommen, daß dieses Gleichgewicht aus diesem oder jenem Grunde erschüttert wird. Dies ist in der Tat keineswegs erstaunlich, wenn man bedenkt, daß die mutualistische Symbiose im Grunde ein doppelter Parasitismus ist, bei dem sich beide Teilnehmer gegenseitig ausnützen (Melin 1923a, S. 266ff.). Wird der eine Symbiont aus irgendeinem Grunde gegenüber dem anderen geschwächt oder begünstigt, so kann ein einseitiger Parasitismus entstehen.

Es ist bezüglich der Mykorrhizasymbiose am leichtesten, solche Fälle von einseitigem Parasitismus zu beobachten, bei denen der Pilz der überlegene Teil ist, obgleich auch das Umgekehrte eintreten kann, nämlich daß die Wurzeln der kräftigere Teil sind.

Bernhard (1909) und Burgeff (1909, 1911) fanden bei ihren Untersuchungen über die Orchideenmykorrhiza, daß die Pflanzen bei allzu kräftiger Entwicklung des Pilzsymbionten zu heftig angegriffen, ja sogar getötet werden konnten. Analoge Beobachtungen machte Rayner (1915, 1922) bezüglich der *Calluna*-Mykorrhiza. Sie konstatierte nämlich, daß *Calluna*-Keimlinge bei Impfung mit einem kräftigen Stamme des Mykorrhizapilzes so heftig angegriffen wurden, daß sie getötet wurden.

a) Versuche.

Bei meinen Versuchen mit Waldbaummykorrhizen entwickelten sich die Pilze in einigen Fällen so kräftig, daß die Pflänzchen darunter augenscheinlich litten, also ähnlich, wie wir dies soeben bei Orchideen und *Calluna* gesehen haben. Dieser einseitige Parasitismus wird durch die zwei folgenden Versuche exemplifiziert, die nach derselben Methode ausgeführt sind, wie die vorher erwähnten Versuche und gleichzeitig mit ihnen.

1. Nukleinsäure als Stickstoffquelle. *Pinus silvestris* **und** *M. R. silvestris* γ

Versuchszeit 19. VI. 1921—16. II. 1924 (drei Vegetationsperioden). Pflänzchen am 23. VII. 1921 mit *M. R. silvestris* γ geimpft, isoliert am 25. V. 1920 (Melin 1923 a, S. 279). Impfkultur 5 Wochen alt, auf Malzextrakt[1]).

	Wasserstoffionenkonzentration am Versuchsbeginn	Versuchsende
	P_H	P_H
Sand	3,4	5,1
Rundkolben	—	3,7

Reaktion mit Nesslers Reagens am Ende des Versuches:

Rundkolben 0—x
Sand xx

Fig. 45. Dreijährige, mit *M. R. silvestris* γ geimpfte Kiefer aus Reinkultur auf Nukleinsäure als N-Quelle. Der Pilz einseitig parasitisch. — $^3/_4$ nat. Größe.

Das Pflänzchen ist schon im ersten Jahre schwach entwickelt. Im zweiten Sommer entwickelt sich der neue Trieb ungefähr einen Monat später als bei den anderen gleichzeitig geimpften Kiefernpflänzchen auf Nukleinsäure als Stickstoffquelle. Am Ende des Sommers sind die Nadeln gelblichgrün und teilweise braun.

Am Ende des dritten Sommers ist das Pflänzchen im Absterben begriffen und der apikale Teil des Triebes braun. Epikotyl 15 mm lang. Länge der vollkommen entwickelten Nadeln 56,7 ($\pm$ 5,5) mm. Das Aussehen des Pflänzchens erhellt aus Fig. 45.

Totale Länge der Wurzeln 270 mm, hiervon Langwurzeln 170 mm. Das ganze Wurzelsystem verpilzt. Die Seitenwurzeln erster Ordnung haben ein kräftiges, gewöhnlich mehrschichtiges Réseau. Die äußeren Zellen sind außerdem oft mit einem pseudoparenchymatischen Gewebe aus-

1) Impfkultur die gleiche wie für die oben erwähnten Nukleinsäureversuche mit *M. R. silvestris* γ.

gefüllt, wie wir dies in Fig. 47 sehen. Die feineren Wurzeln sind meist relativ lang (bis 4 oder 5 mm); sie sehen makroskopisch nicht typischen Mykorrhizen ähnlich, obgleich sie immer Mantel und Réseau haben. Sie sind einfach und im apikalen Teile gewöhnlich dicker; außerdem sind sie in diesem Teile oft perlschnurähnlich eingeschnürt, wie Fig. 46 zeigt.

Fig. 46. Detailbild einer Seitenwurzel der in Fig. 45 abgebildeten Kiefer. Vergr. 3 : 1.

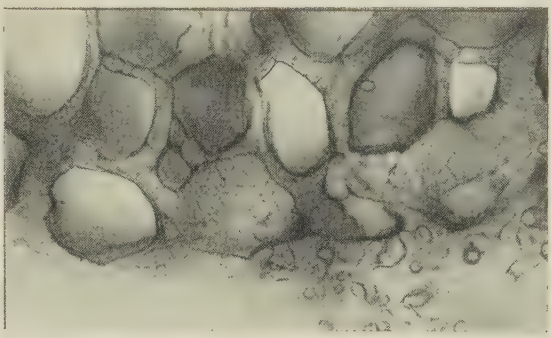

Fig. 47. Querschnitt einer Seitenwurzel der in Fig. 45 abgebildeten Kiefer. Der Pilz hat sich kräftig intra- und interzellulär entwickelt. — Vergr. 450 : 1.

Im unteren Teile des Hypokotyls treten zahlreiche intrazelluläre Hyphen auf. Die äußeren Zellen sind teilweise mit pseudoparenchymatischen Anhäufungen ausgefüllt.

2. Pepton als Stickstoffquelle. *Picea Abies* **und** *M. R. Abietis.*

Versuchszeit 5. VI. 1921 bis 12. II. 1924 (3 Vegetationsperioden). Pflänzchen am 2. VII. 1921 mit *M. R. Abietis* geimpft, isoliert am 26. V. 1920 (Melin 1923 a, S. 283). Impfkultur auf Keimextraktgelatine, einen Monat alt[1]).

	Wasserstoffionenkonzentration am Versuchsbeginn	Versuchsende
	p_H	p_H
Sand	5,4	6,0
Rundkolben	—	5,5

Reaktion mit Nesslers Reagens am Ende des Versuches:

Sand	xx
Rundkolben	0—x

1) Impfkultur die gleiche wie für die oben erwähnten Peptonversuche mit *M. R. Abietis.*

Das Pflänzchen war ebenso wie das erwähnte Kiefernpflänzchen schon am Ende des ersten Sommers sehr schwach entwickelt. Die Pilzhyphen wuchsen, wie zu beobachten war, weit am Hypokotyl hinauf. Das Aussehen des Pflänzchens am Ende des Versuches erhellt aus Fig. 48. Die Farbe ist gelblichgrün.

Fig. 48. Dreijährige, mit *M. R. Abietis* geimpfte Fichte aus Reinkultur auf Pepton als N-Quelle. Der Pilz einseitig parasitisch. — $^3/_4$ nat. Größe.

Epikotyl 25 mm. Nadellänge im zweiten Jahre 8,0 ($\pm$ 0,9) mm, im dritten Jahre 13,3 ($\pm$ 0,7) mm.

Das Wurzelsystem ist sehr schwach entwickelt. Totale Länge 150 mm, hiervon Langwurzeln 100 mm. Seitenwurzeln erster Ordnung in ihren apikalen Teilen meist keulenförmig verdickt (bis 0,7 mm dick); in diesem Teile sind dicke intrazelluläre Hyphen zu finden. Mitunter findet man ein kräftiges, mehrschichtiges Réseau. Die Saugwurzeln sind dünn und nie zu normalen Mykorrhizen entwickelt. Nur sporadisch tritt ein Réseau auf, dagegen oft zahlreiche grobe intrazelluläre Hyphen.

Die Hauptwurzel ist teilweise kräftig infiziert; hierbei hat sich ein Mantel und ein mehrschichtiges Réseau entwickelt. Im unteren Teile des Hypokotyls kommen zahlreiche intrazelluläre Hyphen vor.

b) Erörterung.

In den erwähnten Versuchen ist das Absterben der Pflänzchen unzweifelhaft den Mykorrhizapilzen zuzuschreiben. Die Pflänzchen waren nach dem ersten Sommer sehr schwach entwickelt. Diesem Umstande ist es wahrscheinlich zuzuschreiben, daß in der Symbiose kein Gleichgewichtszustand eintrat; die angreifenden Pilze wurden zu kräftig. Im zweiten Sommer wurden die Pflänzchen hierdurch noch mehr in ihrer Entwicklung gehindert, die Jahrestriebe wuchsen erst einen Monat später hervor als bei den anderen Pflänzchen auf den entsprechenden Stickstoffquellen, und am Ende des Sommers waren die Nadeln teilweise gelblich oder braun.

Die Wurzeln waren durch den kräftig angreifenden Mykorrhizapilz offenbar in ihrem Wachstum gehemmt worden. Die Hauptwurzel hatte ebenso wie die abnorm angeschwollenen Seitenwurzeln erster Ordnung, namentlich bei der Kiefer ein äußerst kräftiges, mehrschich-

tiges Réseau und die Rindenzellen waren teilweise mit Hyphen oder pseudoparenchymatischen Anhäufungen gefüllt. Die Kurzwurzeln waren von zahlreichen groben Hyphen sehr kräftig intrazellulär infiziert[1]).

Es ist erklärlich, daß die Pflänzchen unter den gegebenen Kulturbedingungen leicht die schwächeren Symbionten werden können, namentlich wenn sie bereits von Anfang an schwach entwickelt waren. Die Verhältnisse in den Kolben dürften für sie bedeutend weniger günstig sein als für die Pilze. Man kann nämlich annehmen, daß erstere etwas unter der geringeren Sauerstoffzufuhr zu den Wurzeln und unter der gehemmten Transpiration leiden.

Es ist interessant, zu konstatieren, daß die betreffenden Pflänzchen trotz ihrer schwachen Entwicklung einen relativ hohen Stickstoffgehalt hatten. Das Kiefernpflänzchen hatte nämlich 2,85% N und das Fichtenpflänzchen 2,40% N, auf die Trockensubstanz bezogen (Tab. 45). Diese Tatsache zeigt, daß die Pilze trotz ihres heftigen Angriffes doch an die Pflänzchen Stickstoff vermittelt haben.

3. Die Mykorrhizasymbiose in Reinkulturen.

Aus den Kulturversuchen erhellte, daß die Entwicklung der Mykorrhiza von der Qualität beider Symbionten abhängt. Ich habe schon früher erwähnt, daß die Art und Virulenz der angreifenden Hyphen hierbei eine entscheidende Rolle spielt. Aus den zuletzt erwähnten Versuchen geht hervor, daß auch der Entwicklung des höheren Symbionten eine große Bedeutung zukommt. Die ektotrophen und ektendotrophen Mykorrhizen dürften als ein Reaktionsprodukt der Aktivität der Hyphen und der Wurzeln betrachtet werden können.

Befinden sich die Wurzelzellen in einem geschwächten Zustande, so werden sie von den Mykorrhizapilzen intensiv angegriffen, sofern letztere eine genügende Virulenz besitzen. Es erscheint wahrscheinlich, daß die enzymatische Tätigkeit der ersteren hierbei nicht ausreicht, um den Eindringlingen die Spitze bieten zu können. Die Virulenz der letzteren steigt wahrscheinlich aus diesem Grunde und die Wagschale sinkt immer mehr zu ihrem Gunsten. Die Pilze werden schädliche Parasiten[2]).

1) Daß es sich wirklich allein um die Mykorrhizapilze handelte, erhellt daraus, daß sowohl *M. R. silvestris* γ als *M. R. Abietis* bei Kontrollversuchen mit Sand und Wurzelpartien rein hervorwuchsen, also ganz wie bei den oben besprochenen Versuchen mit diesen Pilzen. Die Rundkolben hatten eine kristallklare Flüssigkeit und die Plattenkulturen mit letzterer lieferten gleichfalls negative Resultate.

2) Auch die in Reinkulturen normalerweise hochvirulenten Pilze (*Rhizoctonia silvestris*, *M. R. atrovirens*) dürften schwache Wurzeln heftiger angreifen als kräftig entwickelte.

Sind dagegen die Wurzelzellen normal entwickelt, so scheint die Art und Virulenz der angreifenden Hyphen dafür entscheidend zu sein, ob sich eine typische Mykorrhiza entwickelt oder nicht. Wir finden hier Verhältnisse, die denen betreffs der Leguminosenbakterien und der Pilzsymbionten von Orchideen analog sind (Bernard 1909; Burgeff 1909, 1911).

Was die Pilzsymbionten der Baummykorrhizen betrifft, so scheint mir ihr Verhalten zum höheren Symbionten in Reinkultur in dem zuletzt erwähnten Falle schematisch folgendermaßen zusammengefaßt werden zu können.

1. Aktive Pilze. Können mehr oder weniger leicht die Bildung von typischen Mykorrhizen hervorrufen. Mykorrhizabildner erster Ordnung.

a) Pilze mit geringer Virulenz. Die Mykorrhizen sind dünn, ohne Hyphenmantel, aber mit mehr oder weniger regelmäßig auftretendem Réseau. Beispiele: *M. R. silvestris* α, β, γ und *M. R. Abietis* gegenüber Kiefern und Fichten in Kulturen auf stickstofffreiem Substrat, namentlich gegenüber ein- und zweijährigen Pflänzchen (Melin 1923 a).

b) Pilze mit mittlerer Virulenz. Die Mykorrhizen haben dasselbe Aussehen wie beispielsweise in gutem Rohhumus, d. h. sie sind mit Hyphenmantel und gut entwickeltem Réseau versehen. Beispiele: *M. R. silvestris* α, β, γ und *M. R. Abietis* gegenüber Kiefern und Fichten in Kulturen auf anorganischen und organischen N-Verbindungen. In Kulturen auf stickstoffreiem Substrat entwickelte sich dieser Typus weniger zahlreich.

c) Pilze mit hoher Virulenz. Der Pilz entwickelt sich sehr kräftig und wird einseitig parasitisch. Die Pflanzen werden infolgedessen beeinträchtigt und schließlich getötet. Beispiel: *Rhizoctonia silvestris* gegenüber Kiefern (Melin 1923 a); die Virulenz der eigentlichen Mykorrhizapilze hat sich möglicherweise in den Fällen erhöht, in denen die Pflänzchen schwach waren (vgl. oben: Versuche mit *M. R. silvestris* γ und *M. R. Abietis*).

2. Wenig aktive Pilze. Können die Bildung typischer Mykorrhizen nur schwer oder überhaupt nicht verursachen. Hierher gehören die Mykorrhizapilze zweiter Ordnung.

a) Pilze mit geringer Virulenz. Das Hartigsche Netz entwickelt sich sporadisch. Ein Hyphenmantel fehlt dagegen. Beispiel: *M. R. silvestris* α gegenüber Fichten (Melin 1923 a, S. 197).

b) Pilze mit mittlerer Virulenz. Sporadisch typische Mykorrhizen.

c) Pilze mit hoher Virulenz. Der Pilz entwickelt sich sehr kräftig und bildet nicht selten inter- und intrazellulär pseudoparenchymatische Anhäufungen. Die Triebwurzeln sind oft kräftig angegriffen. Beispiele: *Boletus luteus*, *B. variegatus* und *B. badius* gegenüber Fichten.

3. Inaktive Pilze. Können keine Bildung ektotropher und ektendotropher Mykorrhizen auslösen.

a) Pilze mit geringer Virulenz. Die Hyphen dringen intrazellulär in die Kurzwurzeln ein und leben hier hauptsächlich in den Gerbstoffzellen. Beispiele: *M. R. silvestris* α, β, γ und *M. R. Abietis* gegenüber Kiefern und Fichten in Humuskulturen und außerdem in Sandkulturen auf stickstoffreiem Substrat, namentlich wenn der Impfstamm schwach war (Melin 1923 a).

b) Pilze mit mittlerer und hoher Virulenz. Die Hyphen entwickeln sich kräftiger als bei a und sind für die Pflänzchen mehr oder weniger schädlich. Beispiel: wahrscheinlich *Boletus elegans* gegenüber Fichten und Kiefern (Melin 1922). Hierher gehören auch *M. R. atrovirens* und eine Reihe von trivialen Bodenpilzen, die in Reinkulturen den Pflänzchen gegenüber einseitig parasitisch waren.

Gegenwärtig läßt sich noch keine sichere Erklärung für die Erscheinung geben, daß ein und derselbe Pilz bei geringer Virulenz nur intrazellulär lebt und erst bei höherer Virulenz das charakteristische Hartigsche Netzwerk entwickelt. Man dürfte aber doch annehmen können, daß dies teils darauf zurückzuführen ist, daß die Pilze bei geringer Virulenz nicht zwischen den Wurzelzellen wachsen können, und teils darauf, daß erst eine höhere Virulenz bei letzteren die Aktivität auslöst, die die Pilze zwingt, interzellulär zu wachsen.

4. Zusammenfassung.

Die Ergebnisse bezüglich Pflänzchen und Pilz in Reinkultur lassen sich folgendermaßen zusammenfassen.

1. Die Mykorrhizen assimilieren nicht den freien Luftstickstoff
2. Die Mykorrhizapilze können den Wurzeln sowohl Ammoniumsalze als auch andere anorganische Verbindungen vermitteln.
3. Komplizierte organische Stickstoffverbindungen, wie Nukleinsäure und Pepton, können von den Pflanzen durch die Mykorrhizen leichter verwertet werden als durch die Wurzeln allein.
4. Die Mykorrhizen sind als nahrungsaufnehmende, und zwar in erster Linie stickstoffassimilierende Organe für den höheren Symbionten zu betrachten.

5. Die Mykorrhizen erreichten bei dreijährigen Pflänzchen auf NH_4Cl, Nukleinsäure und Pepton als Stickstoffquellen ihre beste Entwicklung.

6. In den Pflanzenkulturen mit Mykorrhizapilzen verschiebt sich die Wasserstoffionenkonzentration in neutraler Richtung, ganz wie dies in den Kulturen mit den Pflänzchen allein der Fall war.

7. Sind die Pflänzchen schwach entwickelt, so stellt sich zwischen ihnen und den Pilzen nur schwer ein Gleichgewichtszustand ein. Letztere können hierbei einseitig parasitisch werden und den Pflänzchen schaden.

V. Schlußfolgerungen bezüglich der Nadelbaummykorrhiza in der Natur.

1. Die Bedingungen der Mykorrhizabildung in der Natur.

Für die Mykorrhizabildung besitzt, wie erwähnt, die Virulenz der angreifenden Hyphen eine entscheidende Bedeutung, sofern es sich nämlich um die eigentlichen Pilzsymbionten handelt.

Aus den Kulturversuchen ging nun hervor, daß diese Virulenz u. a. von der Beschaffenheit des Substrates abhängt. Gedeihen die Pilze aus dem einen oder anderen Grunde schlecht, so können sie nicht die Bildung typischer Mykorrhizen veranlassen. Auf durch Erhitzen sterilisiertem Rohhumus z. B. hatten untersuchte Mykorrhizapilze die Saugwurzeln entweder überhaupt nicht infiziert, oder sie waren nur schwach intrazellulär eingedrungen (Melin 1923 a, S. 177). Man fragt sich nun, welche Faktoren in der Natur das Gedeihen der Pilze und damit auch ihre Virulenz beeinflussen. Wenn man aus den Kulturen Schlüsse ziehen kann, so spielen u. a. folgende Faktoren eine wichtige Rolle:

a) Die Wasserstoffionenkonzentration im Boden.

b) Die Beschaffenheit des Nahrungskapitals des Bodens.

c) Das Vorkommen von Stoffen, die die Entwicklung der Pilze hemmen.

a) Die Wasserstoffionenkonzentration des Bodens.

Oben wurde gezeigt, daß die eigentlichen Mykorrhizenbildner der Nadelbäume gegenüber der Wasserstoffionenkonzentration sehr empfindlich sind. Die untersuchten Symbionten wachsen alle in Reinkulturen bei p_H ca. 7 sehr schlecht, einige auch bei hohen

Wasserstoffionenkonzentrationen (p_H ca. 3,5). Ihr optimales Wachstum liegt bei p_H 5,0 oder ein wenig darunter. Obgleich ich keine direkten Versuche angestellt habe, um das Verhalten der Pilze zur Mykorrhizabildung bei verschiedenen p_H-Werten zu ermitteln, so erscheint mir doch folgende Annahme berechtigt: Auf neutralen oder schwach sauren Substraten sind die eigentlichen Mykorrhizapilze nicht oder nur wenig virulent und können aus diesem Grunde keine oder nur schwer ektotrophe oder ektendotrophe Mykorrhizen bilden. Auch bei ziemlich hohen Wasserstoffionenkonzentrationen, nämlich bei p_H ca. 3,5, sind einige Arten wenig virulent. Die größte Virulenz gegenüber Kiefern und Fichten und damit wahrscheinlich auch die größte Aktivität haben die Pilze bei p_H 5 oder etwas darunter, vorausgesetzt, daß alle anderen Faktoren günstig sind.

In der Natur finden wir in Schweden die Mykorrhizen von Kiefern und Fichten am besten in Wäldern mit Rohhumus entwickelt. In gut wachsenden, moosreichen Nadelwäldern z. B., deren Humusdecke nach den Untersuchungen Hesselmans eine Wasserstoffionenkonzentration von ca. p_H 4 hat, sind die Saugwurzeln der Nadelbäume fast konstant zu Mykorrhizen entwickelt. Auch auf weniger sauren Böden findet man an Nadelbäumen sehr zahlreich Mykorrhizen, z. B. in einer Reihe von kräuterreichen Fichtenwäldern, die nicht auf kalkhaltigem Boden stehen. Nach den Untersuchungen Hesselmans [1]) hat die Humusdecke dieser Wälder eine Wasserstoffionenkonzentration, die um p_H 5,0 herum liegt.

Auf schwach sauren oder neutralen Böden dagegen sind die Mykorrhizen der Kiefern und Fichten sehr schwach entwickelt, so z. B. auf den Laubwiesen von Mittelschweden und in den auf stark kalkhaltigem Boden stehenden, kräuterreichen Nadelwäldern (vgl. Melin 1923 a, Tab. 9, XV—XVIII), in denen die Wasserstoffionenkonzentration nach Hesselman [1]) und Arrhenius (1920) im großen und ganzen zwischen p_H 6 und 7 liegt. In den erwähnten Wäldern kommen an Kiefern- und Fichtenwurzeln nur sporadisch Mykorrhizen vor; sie sind dann dünn, unverzweigt und haben keinen Hyphenmantel. Die Saugwurzeln sind großenteils zu Pseudomykorrhizen entwickelt, die entweder durch wenig virulente Mykorrhizapilze oder durch triviale Bodenpilze hervorgerufen sind.

Der Umstand, daß die echten Mykorrhizen der Nadelbäume in schwach sauren und neutralen Böden schlecht entwickelt sind, erhält somit seine natürliche Erklärung: Die mykorrhizaerzeugenden Pilze

1) Nach mündlicher Mitteilung.

gedeihen wegen ungeeigneter Wasserstoffionenkonzentration im großen und ganzen schlecht und sind deshalb nicht genügend virulent. In Mullböden mit schlecht entwickelten Mykorrhizen findet man lokal nicht selten sehr schöne Mykorrhizaanhäufungen, z. B. in vermoderten Holz- und Rindenstücken (vgl. Melin 1923 a). Offenbar gedeihen die Mykorrhizabildner in letzteren besser als sonst im Boden, erhalten somit eine erhöhte Virulenz und damit auch eine größere Fähigkeit zur Mykorrhizabildung. Das bessere Gedeihen in den Holz- und Rindenstücken ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß die Wasserstoffionenkonzentration für die Pilze hier günstiger ist als im Mullboden der Umgebung.

Bei einer hohen Wasserstoffionenkonzentration im Boden erfolgt eine Auslese zugunsten der weniger empfindlichen Mykorrhizapilze. Zu letzteren gehört u. a. *Boletus variegatus*.

Die *Rhizoctonia*-Mykorrhiza sollte sich, wenn man nach den Kulturen schließen darf, in der Natur ganz anders verhalten als die erwähnten Hymenomyzeten-Mykorrhizen. Sie sollte sich nämlich ebenso leicht in neutralem als in saurem Humus entwickeln und sollte demnach sowohl in Rohhumus- als in Mullwäldern vorkommen können. Dieser Mykorrhizatypus scheint jedoch, wie früher erwähnt, in Schweden selten, wenn überhaupt vorzukommen[1]). Was die Rohhumusböden betrifft, so kann dies damit zu erklären sein, daß *Rhizoctonia silvestris* von den hier auftretenden eigentlichen Mykorrhizabildnern sozusagen verdrängt wird, daß sie demnach infolge der Konkurrenz mit diesen keine Gelegenheit erhält, die Wurzeln anzugreifen. Was die Mullböden betrifft, so ist es wohl möglich, daß der Pilz infolge der reichen Bakterienflora trotz einer günstigen Wasserstoffionenkonzentration weniger gut gedeiht. Die diesbezüglichen Fragen bedürfen aber noch eingehender Untersuchungen.

Unter den Pilzen, die Pseudomykorrhizen hervorrufen, ist wenigstens *M. R. atrovirens* der Wasserstoffionenkonzentration gegenüber wenig empfindlich und dies steht ja mit der Tatsache im Einklang, daß dieses Myzel sowohl aus Mull- als aus Rohhumuswäldern isoliert wurde. Daß sich Pseudomykorrhizen trotzdem nur in Aus-

1) Schwarze Mykorrhizen sind überhaupt sehr selten. Ich habe derartige Mykorrhizen nur in Grunewald bei Berlin (diejenigen Mykorrhizen, von welchen *Rhizoctonia silvestris* isoliert wurde) und bei Versuchen in Blumentöpfen beobachtet, die Professor H. Hesselman mit *Pinus silvestris* ausführte, nämlich in mit Sand gemischtem Kiefernheidenhumus. Ob aber diese schwarzen Mykorrhizen von *Rhizoctonia silvestris* konstituiert waren, läßt sich nicht entscheiden, da keine Isolierungsversuche vorgenommen wurden.

nahmefällen auf Rohhumusböden entwickeln, dürfte darauf zurückzuführen sein, daß die eigentlichen Mykorrhizasymbionten ihrer Entwicklung hindernd in den Weg treten (Melin 1923 a).

b) Die Beschaffenheit des Nahrungskapitals des Bodens.

In den Reinkulturen entwickelten sich die Hymenomyzetenmykorrhizen am besten, wenn ihnen Stickstoff in anorganischer oder organischer Form zugeführt wurde. Auf stickstoffreiem Substrat sind sie dünner als auf den erwähnten Stickstoffquellen und gewöhnlich unverzweigt. Recht oft fehlt ihnen ein Mantel oder dieser ist nur in ihren basalen Teilen vorhanden. Eine große Anzahl von Saugwurzeln ist nur endotroph infiziert und zu Pseudomykorrhizen entwickelt. Die Entwicklung der Mykorrhizen hängt zweifelsohne mit dem verschieden guten Gedeihen der Pilze in den einzelnen Fällen zusammen.

Wie stimmen nun diese Resultate mit den Verhältnissen in der Natur überein? Nach Frank (1892, S. 263) ist die Entwicklung der Baummykorrhizen in der Natur vom Humusgehalte abhängig. Er betont, daß sie am besten in den oberen, humusreichen Schichten des Waldbodens entwickelt sind, während die darunterliegenden humusarmen Schichten keine oder nur schwach entwickelte Mykorrhizen haben. Er fand ferner, daß Buchenpflänzchen auf ausgeglühtem Quarzsande keine Mykorrhizen hervorbrachten, während diese in Humuskulturen typisch entwickelt zu finden waren. Der Ansicht Franks widersprechen anscheinend die Versuche Möllers (1902, 1903) mit ein- und zweijährigen Kiefernpflänzchen. In dem „humusfreien“ Sande aus einem Kiefernwalde bildeten sich reichlich Mykorrhizen, während diese andererseits in den Kulturen auf Rohhumus gänzlich fehlten. Daß sich in den Humuskulturen Möllers keine Mykorrhiza entwickelte, kann jedoch darauf zurückzuführen sein, daß die Wasserstoffionenkonzentration ungünstig war. Die von Möller ausgeführten Sandversuche lassen sich gleichfalls nicht generalisieren, da er zu ihnen Bleich- und Orterde benützte, die bekanntlich erhebliche Humusmengen enthält (Tamm 1920).

Was die schwedischen Nadelwälder betrifft, so stimmt die Ansicht Franks für diese im großen und ganzen mit der wirklichen Sachlage überein, wenigstens wenn man unter Humus Rohhumus versteht. Sowohl die Kiefern- als die Fichtenmykorrhizen sind, wie erwähnt, in moosreichen Wäldern mit gutem Rohhumus optimal entwickelt. Sie sind hier gewöhnlich reich verzweigt und mit einem relativ dicken Hyphenmantel versehen. Dagegen sind die Kiefernmykorrhizen auf flechtenreichen Kiefernheiden im großen und ganzen bedeutend wenige

verzweigt und oft einfach. Ihr Mantel ist dünner als in den vorhergehenden Fällen und kann sogar fehlen. Sie sind namentlich in der Mineralerde schwach entwickelt.

Die verschiedene Entwicklung der Mykorrhizen auf verschiedenen, sauren Böden scheint in erster Linie mit der Beschaffenheit der Humusdecke zusammenzuhängen, die das Gedeihen der Pilzsymbionten und damit ihre Virulenz beeinflußt. Der größere oder geringere Humusgehalt scheint aber hierbei nur eine geringe oder überhaupt keine Bedeutung zu haben. Die oben erwähnten Kulturversuche sprechen dagegen dafür, daß dem Stickstoff eine entscheidende Rolle zufällt. Ist Stickstoff in einer den Pilzen zugänglichen Form, d. h. in der Form von Ammoniumsalzen (für eine Reihe von Arten auch in der Form von Nitraten) oder zweckmäßigen organischen Verbindungen vorhanden, so werden die Pilze in ihrer Entwicklung begünstigt und können, sofern die Verhältnisse im übrigen günstig sind, leicht normale Mykorrhizen bilden, wie dies bei den Kulturen auf NH_4Cl, Nukleinsäure und Pepton als Stickstoffquelle der Fall war. Tritt dagegen assimilierbarer Stickstoff nur spärlich auf, wie in den Kulturen auf stickstofffreiem Substrat, so entwickeln sich die Pilze weniger kräftig, die gebildeten Mykorrhizen sind dünn und oft unverzweigt.

In den moosreichen Nadelwäldern sind die Mykorrhizen am besten in den obersten Schichten der Rohhumusdecke entwickelt. Dies kann möglicherweise damit zusammenhängen, daß die Pilze hier leichter ihren Stickstoffbedarf decken können, m. a. W., daß sie hier besser gedeihen als in den unteren Teilen der Humusdecke.

Ob in der Natur auch noch andere Nährstoffe das Gedeihen der eigentlichen Mykorrhizapilze und damit die Mykorrhizabildung beeinflussen können, läßt sich vorläufig noch nicht entscheiden.

Im Gegensatz zu den erwähnten Mykorrhizapilzen scheint *Rhizoctonia silvestris* von den Nahrungsverhältnissen in der Humusdecke weniger abhängig zu sein. Sie bildete nämlich unabhängig von der Beschaffenheit des Substrates in sämtlichen Fällen Mykorrhizen.

Die pseudomykorrhizenbildenden Pilze — und zwar sowohl *M. R. atrovirens* als auch die betreffenden trivialen Bodenpilze — dürften gleichfalls von der Beschaffenheit der Humusdecke nur wenig beeinflußt werden.

c) Hemmende Stoffe.

Auf künstlichen Nährböden wird das Wachstum der eigentlichen Mykorrhizasymbionten, wie erwähnt, in Plattenkulturen allmählich gehemmt, und zwar infolge der gebildeten schädlichen Stoffwechsel-

produkte. Myzeliden aus derartigen selbstvergifteten Kulturen können keine normalen Mykorrhizen hervorbringen, wenn man sie mit aseptischen Pflänzchen zusammenbringt. Die Virulenz der Pilze ist hierfür offenbar zu gering geworden. Man kann sich nun auch vorstellen, daß sich auch in der Natur, namentlich in älterem Rohhumus, diese schädlichen Stoffwechselprodukte so stark ansammeln können, daß das Gedeihen der Mykorrhizapilze und damit die Mykorrhizabildung gefährdet wird. Es läßt sich denken, daß dies namentlich in älterem Rohhumus auf undurchlässigem Boden der Fall sein könnte, von dem sich die erwähnten Stoffe nicht direkt entfernen lassen. Über diese Fragen habe ich aber bisher keine direkten Untersuchungen ausgeführt[1]).

2. Die Mykorrhiza als nahrungsaufnehmendes Organ für den höheren Symbionten in der Natur.

Um die Bedeutung der Mykorrhizen für die Pflanzen und Bäume in der Natur leichter verstehen zu können, muß man die in Reinkulturen erzielten Resultate im Lichte der modernen Bodenforschung betrachten.

Wir sind namentlich durch die eingehenden Untersuchungen Hesselmans (1917 a, b, c) über die Beschaffenheit der Humusdecke in den schwedischen Nadelwäldern gut unterrichtet. Bezüglich des Stickstoffumsatzes lassen sich hier zwei Haupttypen unterscheiden, nämlich der Mulltypus und der Rohhumustypus. Beim ersteren erfolgt ein mehr oder weniger rascher Abbau der Pflanzenreste, der u. a. in einer Nitratbildung resultiert. Beim letzteren dagegen erfolgt dieser Abbau weniger rasch, eine Nitrifikation findet nicht statt, vielmehr bleibt die Spaltung der organischen Stickstoffverbindungen bei der Bildung von Ammoniak stehen. Der Hauptteil der nordeuropäischen Nadelwälder, nämlich die moos- und flechtenreichen Wälder, gehören dem Rohhumustypus an. Unter den Bodenpflanzen sind hier die Zwergsträucher charakteristisch und Moose und Flechten spielen eine dominierende Rolle. Zum Mulltypus gehören die kräuterreichen Nadelwälder.

Wie schon früher betont wurde, ist die Nadelbaummykorrhiza ein Charakteristikum der Rohhumusböden, während sie auf Mullböden

---

1) Bezüglich der Buche hat bekanntlich Müller (Müller und Weis 1905/08) nachgewiesen, daß sich die Mykorrhizen bei einjährigen Pflanzen im großen und ganzen schwerer auf Rohhumus als auf mullgemischtem Boden konstituierten. Die Mykorrhizapilze der Buche sollten somit auf ersterem Bodentypus schlechter als auf letzterem gedeihen. Man kann sich hierbei denken, daß die betreffenden Rohhumusböden für die Buchenpilze ungeeignete oder hemmende Stoffe enthalten (vgl. Weis 1924, S. 220), wodurch die Virulenz der Pilze herabgesetzt worden ist.

oft schlecht entwickelt ist. Schon hieraus ließe sich der Schluß ziehen, daß die Mykorrhizen in erster Linie für die Stickstoffnahrung der Bäume eine Bedeutung besitzen. Wir wollen in dieser Beziehung zuerst die Mykorrhizen der Rohhumusböden und verwandten Typen betrachten.

a) Mykorrhizen in Rohhumusböden und verwandten Typen.

In den moos- und flechtenreichen Nadelwäldern müssen die Pflänzchen und Bäume nach den Untersuchungen Hesselmans (l. c.) ihren Stickstoffbedarf im großen und ganzen aus Ammoniak und organischen Stickstoffverbindungen decken. In einzelnen moosreichen Nadelwäldern, deren Rohhumusdecke eine ziemlich lockere Struktur hat, tritt zwar nach Abholzung eine Veränderung ein, die u. a. in einer kräftigen Nitrifikation resultiert. Diese Nitrifikation hat aber nur eine temporäre Natur. Sobald sich die neue Baumgeneration über dem Boden geschlossen hat, hört die Nitratbildung allmählich auf und die in den moosreichen Nadelwäldern herrschenden Verhältnisse werden wieder hergestellt, d. h. der Stickstoff der Humusdecke wird nur zu Ammoniak abgebaut. In anderen moosreichen Nadelwäldern dagegen — diese sind beispielsweise in Nordschweden weit verbreitet — verändert sich der Charakter der Humusdecke nach dem Abholzen nicht, auch wenn die NH_3-Bildung in der Lichtung etwas lebhafter wird als im geschlossenen Walde.

Unter den Mikroorganismen in der Rohhumusdecke spielen Pilzmyzelien eine dominierende Rolle. Ihre Hyphen durchwachsen und umspinnen die Pflanzenreste und Humuspartikel, und auch die Wurzeln sind — abgesehen von den Mykorrhizapilzen — mehr oder weniger dicht von Myzel umgeben. Unter den Bodenpilzen treten u. a. Mukorineen (Hagem 1910), *Penicillium*-Arten und außerdem eine große Anzahl von Hyphomyzeten auf. Sie sind bisher nicht näher studiert worden, obgleich sie ein sehr dankbares Untersuchungsobjekt darstellen würden. Wir wissen, daß sie in der Rohhumusdecke äußerst zahlreich auftreten, und können uns davon schon durch eine mikroskopische Untersuchung überzeugen. Eine Reihe von mir ausgeführter vorbereitender Versuche, die Mikroflora des Rohhumus mittels des Plattenverfahrens quantitativ zu schätzen, zeigte gleichfalls, daß die Pilze unglaublich zahlreich sind, während die Bakterien eine relativ geringe Rolle spielen [1]).

1) Manche Umstände sprechen dafür, daß in dem guten Rohhumustypus mit temporärer Nitrifikation Bakterien zahlreicher auftreten als in dem zähen, torfartigen Typus.

Das in der Rohhumusdecke vorkommende Ammoniak wird demnach — außer durch elektrische Entladungen — hauptsächlich von Pilzen erzeugt[1]). Diese assimilieren die komplizierten organischen N-Verbindungen unter Abspaltung von Ammoniak. Nach der Anschauung Abderhaldens und Ronas (1905), Hagems (1910) u. a. müssen die Pilze bei jeder Stickstoffabsorption Ammoniak bilden, da sie erst mit diesem als Ausgangspunkt Proteinstoffe aufbauen können. Der gebildete NH_3-Stickstoff würde demnach von den Pilzen lebhaft reassimiliert. Dagegen sind andere Forscher wie Czapek (1901/02) und Puriewitsch (1912) zu dem Ergebnisse gelangt, daß Aminosäuren direkt verwertet werden und den notwendigen Ausgangspunkt der Eiweißsynthese der Pilze bilden, während Ammoniak ein Nebenprodukt bei der Dekomposition komplexer N-Verbindungen ist. Der Wert der letzteren als N-Quelle sollte demnach davon abhängen, wie leicht sie sich in Aminosäuren überführen lassen.

Wie auch die Assimilation der N-Verbindungen des Bodens durch die Pilze in ihren Einzelheiten verlaufen mag, so läßt sich doch mit großer Sicherheit sagen, daß das gebildete Ammoniak für die Pilze, die es erzeugt haben, eine vorzügliche N-Quelle bildet und daß es von ihnen sehr begehrlich reassimiliert wird. Eine Reihe von Forschern lassen es dahingestellt sein, ob hierbei wirklich ein Überschuß an NH_3 entsteht. Nach den Untersuchungen Waksmans (1918, 1924) hängt der Überschuß stark von der Menge und Natur der den Pilzen zugänglichen Kohlenstoffquelle ab. Beim Fehlen zweckmäßiger Kohlenhydrate wird nämlich das Proteinmolekül nicht nur als Stickstoffquelle, sondern auch als Energiequelle angegriffen. Da der Energiebedarf des Organismus größer ist als sein Stickstoffbedarf, wird nur ein Teil des Stickstoffes des Proteinmoleküls zum Aufbau des Proteins der Mikroorganismen verwendet und der größere Teil des Stickstoffes im Substrat als Nebenprodukt in der Form von NH_3 zurückgelassen. Decken dagegen assimilierbare Kohlenhydrate den Energiebedarf, so werden nur kleine Ammoniakmengen freigemacht. Das in Kulturerde gewöhnliche Verhältnis zwischen Kohlenstoff und Stickstoff, nämlich ungefähr 10:1 (vgl. Russell 1923), stellt einen mehr oder weniger labilen mikrobiologischen Gleichgewichtszustand dar; die Mikroorganismen verbrauchen nur kleine Energiemengen und die entsprechenden Ammoniakmengen werden freigemacht. Ist die Stickstoffmenge des

1) Man kann namentlich nach den eingehenden Untersuchungen Waksmans (1916, 1918) annehmen, daß die Pilze bei der NH_3-Bildung auf allen Böden eine sehr große Rolle spielen. Auf Mullböden fällt hierbei aber auch den Bakterien eine sehr große Bedeutung zu.

Bodens erheblich größer, so erhalten wir einen großen Ammoniaküberschuß, der den höheren Pflanzen direkt oder indirekt zugute kommen kann. Ist andererseits die Kohlenstoffmenge im Verhältnis zur Stickstoffmenge zu groß, so entsteht ein N-Mangel für die höheren Pflanzen, da die Mikroorganismen die Kohlenhydrate als Energiequelle ausnützen und jede Spur von assimilierbarem Stickstoff aufnehmen.

Wie verhält es sich nun mit der NH_3-Produktion in Rohhumusböden? Hesselman (l. c.), der dieser Frage eingehende Untersuchungen gewidmet hat, studierte die Fähigkeit verschiedener Humusformen, aus einer Peptonlösung Ammoniak abzuspalten, und fand hierbei, daß Mullböden in der Regel eine stärkere Ammoniakabspaltung bewirkten als Rohhumusböden. Bei letzteren ist diese Ammoniakabspaltung oft so gering, daß man sich kaum vorstellen kann, der Wald decke seinen Stickstoffbedarf ausschließlich durch die Aufnahme von Ammoniak (Hesselman 1917a, S. 395). Namentlich die zähen, torfartigen Rohhumusformen (vgl. oben) weisen eine sehr geringe NH_3-Abspaltung auf.

Man dürfte nun als sicher annehmen können, daß der Rohhumus der Gruppe von Böden angehört, in denen das gebildete Ammoniak zum wesentlichsten Teile von den Mikroorganismen reassimiliert wird. Auch die Kohlenstoffmenge der Rohhumusböden ist ja, verglichen mit der in Mullböden, im Verhältnis zur Stickstoffmenge sehr hoch; die Mullböden dürften in dieser Beziehung den Kulturböden nahe stehen. Nach der Ansicht Waksmans sind nun aus diesem Grunde die Mikroorganismen bei ersteren viel gefährlichere Konkurrenten der höheren Pflanzen um die assimilierbaren N-Verbindungen als bei letzteren[1]).

Die Mykotrophie ist nun im Lichte dieser Tatsachen zu betrachten. Infolge der heftigen Konkurrenz mit den Mikroorganismen ist der Rohhumus im großen und ganzen offenbar ein sehr unzweckmäßiger Boden für autotrophe Pflanzen. Wenn somit auch Ammoniumsalze für Nadelbäume in Reinkulturen eine sehr gute N-Quelle bilden, so käme in Rohhumusböden sicher nur ein geringer Teil der NH_3-Pro-

1) Daß die Konkurrenz mit den Mikroorganismen für autotrophe Pflanzen auch auf Kulturböden gefährlich werden kann, erhellt aus den Untersuchungen Viljoens und Freds (1924), ferner aus denen von Söderbaum und Barthel (1924). Diese Forscher fanden, daß eine Beimengung von größeren Mengen von Holzabfällen in der Erde die Entwicklung der Kulturpflanzen (mit Ausnahme der Leguminosen) stark hemmend beeinflußt, und zwar infolge Nitratmangels. Barthel (l. c.) wies nach, daß diese Hemmung in einer Denitrifikation durch Zellulosevergärer ihren Grund hat. Die Pflanzen litten demnach infolge der Konkurrenz mit letzteren an Nitratmangel und konnten infolge einer weiteren Konkurrenz mit noch anderen Mikroorganismen den NH_3-Stickstoff nur in geringem Ausmaße erfassen.

duktion nicht verpilzten Wurzeln zugute. Organische N-Verbindungen dürften noch weniger als Ammoniak als Stickstoffquelle für die Wurzeln allein in Betracht kommen. Zwar können, wie erwähnt, in Reinkulturen einzelne Aminosäuren von den Nadelbaumpflänzchen leicht verwertet werden und auch kompliziertere Verbindungen wie Pepton und Nukleinsäure können, obgleich schwer, assimiliert werden. In der Natur liegt aber die Sache anders, da die Mikroorganismen die organischen N-Verbindungen viel leichter verwerten als die Wurzeln.

Man hat also nach den bisher gewonnenen Resultaten der Bodenforschung Grund zu der Annahme, daß die Nadelbäume als ganz autotrophe Organismen ihren Stickstoffbedarf auf Rohhumusböden nicht decken können. In der Symbiose mit den Mykorrhizapilzen sind sie dagegen außerordentlich gut zum Kampfe mit der Mikroflora des Bodens gerüstet. Die Mykorrhizen sind auf Rohhumusböden sehr günstige stickstoffvermittelnde Organe, da die Pilzsymbionten ebenso wie die anderen Bodenpilze leicht Ammoniak und organische N-Verbindungen assimilieren können. Infolge der Mykorrhizen kann demnach der Stickstoffbedarf der Bäume trotz der harten Konkurrenz mit den Bodenorganismen gedeckt werden.

Bekanntlich sind die meisten Pflanzen auf Rohhumusböden mykotroph. Man dürfte sich nicht zu stark irren, wenn man die Mykorrhizen dieser Böden im allgemeinen als eine ökologische Anpassung an ein Substrat betrachtet, das an assimilierbaren Stickstoffverbindungen arm ist. Es ist auch bekannt, daß die endotrophen Erikazeenmykorrhizen stickstoffassimilierende Organe sind, wenn auch in anderer Weise als die Mykorrhizen der Nadelbäume. Rayner (1922) hat durch exakte Versuche und in überzeugender Weise nachgewiesen, daß die Mykorrhiza an der Rohhumuspflanze *Calluna* den molekularen Luftstickstoff bindet, und nach den Untersuchungen von Ternetz (1907) hat man Anlaß zu der Vermutung, daß sich auch andere Erikazeen gleich verhalten.

Man darf aber die Mykorrhizen — wenigstens die der Nadelbäume — nicht als ausschließlich stickstoffassimilierende Organe betrachten. Die Kulturversuche haben gezeigt, daß sie auch andere notwendige Nährstoffe vermitteln können. Vielleicht sind die Mykorrhizen besser als die Wurzeln allein dazu geeignet, in der Konkurrenz mit den Mikroorganismen der Rohhumusdecke auch gewisse andere anorganische Salze als nur NH_3-Salze aufzunehmen. Hierfür spricht der Umstand, daß Rexhausen (1920) in den Baummykorrhizen eine Anhäufung von Kalium und Phosphor gefunden hat (u. a. bei Fichten

und Kiefern)[1]). Hesselman (1917 a) hat nachgewiesen, daß die Rohhumusböden in den Oberflächenschichten gewöhnlich ärmer an Salzen sind als die Mullböden, und schon hieraus folgt, daß die Konkurrenz um diese auf ersteren größer sein muß als auf letzteren.

Die Anschauung, zu der ich hier gekommen bin, schließt sich im wesentlichen der von Stahl (1900) vor 25 Jahren vorgelegten, wohlbekannten Theorie an. Stahl betrachtet die Mykorrhizabildung als eine ökologische Anpassung an humusreichen Boden[2]), dem die Mykorrhizen infolge der Konkurrenz um die Nährsalze zwischen dem Pilzmyzel des Bodens und höheren Pflanzen sozusagen erzwungen worden sind. Die chemotropisch reizbaren Hyphen können auch ganz kleine Salzmengen leicht aufsuchen und verwerten und nur autotrophe Pflanzen, die über ein sehr ausgedehntes Wurzelsystem verfügen, können mit ihnen den Kampf um die Nährsalze mit Erfolg aufnehmen.

Während jedoch Stahl meint, daß die Mykorrhizapilze anorganische Salze an die Wurzeln vermitteln, liegt die Bedeutung der Mykorrhizen nach meiner Ansicht in erster Linie darin, daß sie auf Böden vom Rohhumustypus den für den höheren Symbionten nötigen Stickstoff leichter assimilieren können als die Wurzeln allein. Hierbei werden sowohl NH_3-Salze als organische N-Verbindungen verwertet. Es ist zwar möglich, daß außerdem auch gewisse andere Nährstoffe in der Humusdecke, wie Kalium- und Phosphorsalze, durch die Mykorrhizen leichter aufgenommen werden als durch die Wurzeln allein[3]); da aber diese Salze auch in dem darunterligenden Mineralboden zu finden sind, dürften sie durch nicht verpilzte Wurzeln auch von hier aufgenommen werden können.

v. Tubeuf (1896) betont scharf, daß die Langwurzeln der Waldbäume gewöhnlich mit Wurzelhaaren versehen sind, durch die die nötigen anorganischen Salze absorbiert werden. Dieser Forscher sieht, wie erwähnt, die Bedeutung der Waldbaummykorrhiza in der Assimilation des organischen Humusstickstoffs (v. Tubeuf 1903). Was nun die Rohhumusböden betrifft, so haben auch hier die Langwurzeln der Nadelbäume oft gut entwickelte Wurzelhaare, namentlich in den oberen Schichten der Humusdecke, und es läßt sich natürlich

1) Es sei auch erwähnt, daß die Fruchtkörper von Hymenomyzeten, wie die der *Boletus*-Arten und Agarizineen, einen auffällig hohen Kalium- und Phosphorsäuregehalt haben (Stahl 1900, S. 620).

2) Stahl scheint jedoch die Existenz verschiedener und verschiedenwertiger Humusformen nicht ganz klar gewesen zu sein.

3) Wenigstens Phosphor dürfte durch die Mykorrhizen in organisch gebundener Form teilweise aufgenommen werden.

nicht bezweifeln, daß diese Wasser und damit auch anorganische Salze aufnehmen. Es sei jedoch erwähnt, daß man recht oft sehr üppige Kiefern- und Fichtenpflänzchen findet, denen Wurzelhaare gänzlich fehlen und bei denen nahezu der ganze nahrungsaufnehmende Teil des Wurzelsystems verpilzt ist (vgl. Melin 1923 a). Hier dürften praktisch alle Nährstoffe, die aus dem Boden aufgenommen werden, durch die Mykorrhizen assimiliert werden. In extremen Fällen wie diesem scheint demnach die Ansicht Franks über die Bedeutung der Mykorrhiza nahezu der Wirklichkeit zu entsprechen, die Ansicht nämlich, daß die totale Zufuhr von Wasser und Nährstoffen, sofern diese aus dem Boden stammen, durch die Pilzsymbionten vermittelt wird.

Nach der Anschauung Falcks (1923) wird teilweise auch der Kohlenstoff durch die Baummykorrhizen aufgenommen. Er legte Kulturen mit jungen Kiefern in einem geschlossenen, mit Zu- und Ableitung versehenen Glasraume unter stetiger Zuleitung von kohlensäurefreier Luft an. Die in Rohhumus wachsenden mykorrhizaversehenen Kiefernpflänzchen konnten hierbei ihre normale Entwicklung länger und kräftiger fortsetzen als die Kiefern in pilzfreiem Substrat oder unter Ausschluß aller organischen Substanzen (Falck l. c., S. 50). Es läßt sich nicht bezweifeln, daß die Pilze bei der Assimilation der organischen N-Verbindungen aus der Humusdecke Kohlenstoff erhalten. Es ist ferner wahrscheinlich, daß die Wurzelzellen auf diese oder jene Art und Weise von den Pilzen Stickstoff in organisch gebundener Form empfangen und daß sie dabei auch Kohlenstoff erhalten. Da aber die Pilze höchstwahrscheinlich den Wurzeln Zucker entnehmen, so ist es keineswegs entschieden, daß die Kohlenstoffzufuhr an die Wurzeln die Zuckerzufuhr an die Pilze übersteigt. Aus meinen Kulturversuchen kann ich diesbezüglich keine Schlüsse ziehen und lasse diese Frage daher offen.

Für die Annahme Falcks, der Kohlenstoff werde in einer Menge zugeführt, die die wahrscheinlich abgegebene Quantität übersteige, spricht vielleicht die oft betonte Tatsache, daß die Pflänzchen und Bäume auf einzelnen guten Böden ein geringeres Lichtbedürfnis haben als sonst. Der erforderliche Kohlenstoff wäre hier teilweise durch die Mykorrhizen zu erhalten. Ferner kann auch die *Monotropa*-Mykorrhiza, die denselben Typus darstellt wie die Nadelbaummykorrhizen, eine derartige Ansicht stützen. Die *Monotropa* erhält nämlich ihren ganzen Kohlenbedarf durch die Mykorrhizapilze.

Wenn auch die Mykorrhizen den Nadelbäumen gewisse Kohlenstoffmengen zuführen können, so dürfte doch diese Kohlenstoffquelle für die Bäume in den meisten Fällen keine größere Bedeutung besitzen.

Es ist theoretisch und praktisch sehr wichtig, zu wissen, welche organischen N-Verbindungen in der Humusdecke von den Mykorrhizapilzen am leichtesten verwertet werden. Es ist jedoch gegenwärtig unmöglich, sich in dieser Frage mit einiger Sicherheit zu äußern, da wir über die chemische Natur des Rohhumus noch sehr wenig wissen. Die amerikanischen Forscher Schreiner (1912) und Shorey (Schreiner und Shorey 1910; Shorey 1913), die die Humuschemie eingehend studiert haben, isolierten aus Kulturböden eine Anzahl bekannter organischer Stickstoffverbindungen, die Abbauprodukte von Proteinen und Nukleoproteiden darstellen. So konnten sie das Vorkommen von Nukleinsäure und einzelnen von ihren Abbauprodukten, wie den Purinbasen Xanthin, Hypoxanthin, Guanin und Adenin, ferner mehreren Aminosäuren nachweisen, die Abbauprodukte von Proteinen darstellen, beispielsweise Histidin, Arginin und Lysin. Ob diese oder verwandte Stoffe im Rohhumus zu finden sind, ist noch nicht bekannt.

Nach der Ansicht Süchtings (1922) bestehen die Stickstoffverbindungen im Waldhumus größtenteils aus heterozyklischen Substanzen, wie Pyridin, Chinolin und Akridin. Diese Stoffe sollen nicht durch normale biologische Zersetzungsvorgänge abbaufähig sein. Nur eine ganz kleine Anzahl von Stickstoffverbindungen, die offenbar eine andere chemische Struktur haben als die meisten Stickstoffsubstanzen des Rohhumus, unterliegt sehr rasch dem Abbau bis zu Mineralverbindungen.

Auch wenn die organischen Stickstoffverbindungen des Rohhumus zum wesentlichen Teile aus schwer spaltbaren heterozyklischen Stoffen bestehen sollten, so dürfte man doch annehmen können, daß wenigstens im oberen Teile der Humusdecke außer Proteinstoffen, Nukleoproteiden, Nukleinsäuren usw. auch die verschiedensten Aminosäuren, Purinbasen usw. zu finden sein müssen. Es sei in diesem Zusammenhange erwähnt, daß Jodidi (1910) gezeigt hat, daß Torf viel Monoaminosäuren-N enthält, ferner daß es Robinson (1911) gelungen ist, aus Torf die Monoaminosäuren Leucin und Isoleucin zu isolieren.

Wie oben erwähnt, verhalten sich die einzelnen Mykorrhizapilze in Reinkulturen organischen N-Verbindungen gegenüber verschieden. Die untersuchten kultivierten Arten haben das gemeinsam, daß sie sich auf Hefenukleinsäure als N-Quelle gut entwickeln. Die Untersuchungen über die Enzymaktivität der Fruchtkörper einiger bekannten Symbionten lassen aber erkennen, daß andere Arten dieser Verbindung gegenüber weniger aktiv sind. Aminosäuren und Purinbasen werden von den einzelnen Arten verschieden leicht verwertet und ebenso

verhält es sich auch mit den Eiweisstoffen. Ob heterozyklische stickstoffhaltige Stoffe als N-Quelle verwertet werden können, ist nicht untersucht worden.

Man scheint annehmen zu können, daß verschiedene Mykorrhizapilze in der Natur bis zu einem gewissen Grade verschiedenen organischen Stickstoffverbindungen oder Gruppen von solchen angepaßt sind. Eine Reihe von Arten dürfte beispielsweise die komplizierten organischen N-Verbindungen des Humus besser ausnützen können als die Abbauprodukte derselben, andere dagegen die letzteren leichter als die ersteren und wieder andere verwerten vielleicht kompliziertere Verbindungen genau so leicht wie gewisse Abbauprodukte.

Will man aber aus dem Umstande einen Schluß ziehen, daß die Hymenomyzetenflora am besten auf Rohhumusböden vom lockeren Typus entwickelt ist, bei dem nach Hesselman (l. c.) ein relativ lebhafter Abbau der organischen N-Verbindungen stattfindet, so kann man vermuten, daß gewisse weniger komplizierte Verbindungen für die meisten Mykorrhizapilze die günstigste N-Quelle bilden.

Andererseits hat man Grund zu der Annahme, daß manche anderen organischen Stickstoffverbindungen des Bodens von den Mykorrhizapilzen nicht oder nur sehr schwer verwertet werden können. Ob diese Verbindungen in der heterozyklischen Serie zu suchen sind, bleibt noch zu untersuchen.

Eine eingehende Untersuchung über das Verhalten der Mykorrhizapilze zu den verschiedenen Stickstoffverbindungen der Humusdecke wäre theoretisch und praktisch sehr interessant. Eine derartige Untersuchung muß aber auf sich warten lassen, bis wir über die organischen Verbindungen des Rohhumus besser unterrichtet sind.

b) Die Mullböden.

Ich habe oben zu zeigen versucht, daß die Nadelbaummykorrhizen für die Pflänzchen und Bäume auf Rohhumusböden und verwandten Typen notwendig sind, und zwar in erster Linie als stickstoffassimilierende Organe. Wie liegen nun die Verhältnisse auf Mullböden?

Wie schon früher erwähnt, sind die Nadelbaummykorrhizen auf diesem Bodentypus oft sehr schlecht entwickelt. Hierbei scheint in erster Linie die Wasserstoffionenkonzentration ein entscheidender Faktor zu sein. Bei kräuterreichen Fichtenwäldern z. B., die nicht auf kalkhaltigem Boden stehen, können die Mykorrhizen an den Bäumen gut entwickelt sein, während sie in kräuterreichen Wäldern auf stark kalkhaltigem Grunde schwach entwickelt sind oder ganz

fehlen. Bei Nadelbäumen in Laubwiesen habe ich die Mykorrhizen immer schwach entwickelt gefunden.

In den Fällen, in denen normale Mykorrhizen auf Mullboden auftreten, dürften sie dieselbe nahrungsphysiologische Rolle spielen wie in den Rohhumuswäldern. Die Mykorrhizapilze finden im Mull einen reicheren Vorrat an stickstoffhaltigen organischen Abbauprodukten und an Ammoniak, die dem höheren Symbionten vermittelt werden können, als im Rohhumus. Auch Nitrate können von einer Reihe von Mykorrhizapilzen assimiliert werden (vgl. oben).

Man fragt sich jedoch, ob die Mykotrophie für die Nadelbäume auf Mullböden notwendig ist. Können sich nicht hier die Pflänzchen und Bäume ebensogut autotroph als mykotroph ernähren? Diese Frage dürfte sich vielleicht nicht generell beantworten lassen. Nach den Untersuchungen Hesselmans (1917 a) ist nämlich die Nitrifikation auf diesen Böden verschieden lebhaft. Bei einzelnen Typen von edlen Laubbaumbeständen, Erlenhainen, Pflanzengesellschaften längs fließenden Gewässern usw. kann man in den Pflanzen eine starke Nitratanhäufung feststellen, während beispielsweise in kräuterreichen Fichtenwäldern keine derartige Anhäufung stattfindet. In ersteren können die höheren Pflanzen nach der Ansicht Hesselmans ihren Stickstoffbedarf durch Nitrate decken, während in letzteren sowohl Ammoniak als Nitrate verwertet werden dürften (Hesselman, l. c., S. 394).

Dort, wo eine lebhafte Nitratbildung erfolgt, dürfte man die Mykorrhizen in ihrer Eigenschaft als nahrungsaufnehmende Organe für die Bäume als wertlos betrachten können. Die Konkurrenz um die Nitrate des Bodens ist weniger heftig als die um die Ammoniumsalze und die Bäume können natürlich ebenso wie die salpeteranhäufenden Pflanzen ihren Stickstoffbedarf durch Nitrate decken. Es ist möglich, daß die Autotrophie auf diesen Böden für die Ernährung der Bäume günstiger ist als die Mykotrophie.

Dagegen kann man hinsichtlich der Typen, bei denen die Nitratbildung weniger lebhaft ist oder bei denen die günstige Wirkung der Nitrifikation teilweise von einer lebhaften Denitrifikation aufgehoben wird, im Zweifel sein, ob die Mykotrophie als notwendig zu betrachten ist oder ob sich die Bäume ebensogut autotroph als mykotroph ernähren können. Sicher gibt es aber alle Übergangstypen, angefangen von solchen, bei denen die Mykotrophie nötig ist, bis zu solchen, bei denen die Wurzeln allein den nötigen Stickstoff ebensogut vermitteln können wie die Mykorrhizen.

3. Assimilieren die Mykorrhizen der Nadelbäume in der Natur den freien Luftstickstoff?

Bei den Kulturversuchen hat sich, wie erwähnt, keine Bindung des freien Luftstickstoffes nachweisen lassen, und zwar weder durch die Wurzeln allein noch durch die Mykorrhizen. *Pinus montana*, die nach der oben zitierten Ansicht P. E. Müllers den molekularen N assimilieren sollte, hat sich in dieser Beziehung nicht anders verhalten als alle übrigen untersuchten Arten.

Wie verhalten sich nun die Mykorrhizen in der Natur bezüglich der N-Bindung? Was *Pinus silvestris*, *Picea Abies* und *Larix europaea* betrifft, so gibt es, soviel ich weiß, nichts, was dafür sprechen könnte, daß sich die Mykorrhizen in der Natur anders verhalten als in Reinkulturen. Bezüglich *Pinus montana* ist dies nicht so sicher. Es dürfte einwandfrei festgestellt sein, daß sich die Bergkiefer auf Sandboden verhältnismäßig gut entwickelt und daß sie außerdem andere Nadelbäume günstig beeinflußt, die in Kulturen gemischt mit ihr auftreten. Diese Frage ist unlängst von Hesselink (1924) zur Behandlung aufgenommen worden; er bestätigt die Beobachtungen Müllers auf den jütländischen Heiden. Bei der Aufforstung von Inland-Dünen in Holland entwickelten sich die Kiefernpflanzen in den ausgewehten Kehlen sehr ungenügend. Hesselink legte nun im Jahre 1913 in einer ausgewehten Kehle drei Versuchsparzellen an; auf der ersten wurde *Pinus silvestris*, auf der zweiten *P. silvestris* und *P. montana* und auf der dritten schließlich *P. silvestris* und *P. austriaca* angepflanzt. Während der ersten Jahre war das Wachstum auf allen drei Parzellen schwach, allmählich zeigten sich aber deutliche Unterschiede. Nach 10 Jahren (Herbst 1923) wurde eine Untersuchung der Parzellen vorgenommen und es zeigte sich, daß *P. silvestris* in Mischkultur mit *P. montana* bedeutend kräftiger entwickelt war als in den Parzellen, in denen sie allein oder zusammen mit *P. austriaca* gewachsen war.

In den Jahren 1922, 1923 und 1924 wurden Versuche in Blechkisten mit reinem Flugsand vorgenommen, der mit Samen von *P. silvestris* und *P. montana* getrennt oder zusammen gemischt besät wurde. Im ersten Herbste waren die Nadeln von *P. silvestris* in den Mischkulturen dunkelgrün, in den reinen Kulturen dagegen bleichgrün. Die Bergkiefern zeigten keine Unterschiede in der Nadelfarbe, gleichgültig ob sie allein oder gemischt mit *P. silvestris* gewachsen waren. Die Beimengung von Bergkiefern beeinflußte demnach *P. silvestris* schon im ersten Jahre günstig.

Die natürlichste Erklärung der günstigen Wirkung der Bergkiefer auf den Boden ist zweifelsohne die von Müller (1. c.), daß die Mykorrhiza der Bergkiefer den freien Luftstickstoff assimiliert. Die Kulturversuche, die ich ausgeführt habe, haben jedoch, wie bereits erwähnt, keine Stütze für eine derartige Ansicht geliefert. Auch bei den Versuchen Möllers hat sich keine N-Bindung nachweisen lassen.

Wie ich schon früher gesagt habe (Melin 1924b), scheinen *Pinus montana* und *P. silvestris* im großen und ganzen dieselben Pilzsymbionten zu haben. Auch die Fichte und Birke haben teilweise mit Kiefern gemeinsame Pilzsymbionten. Es ist nun unwahrscheinlich, daß die Mykorrhizapilze den molekularen Stickstoff der Luft mit einer Baumart, aber keiner anderen binden sollten.

Auf der Grundlage meiner Untersuchungen muß ich somit annehmen, daß die Mykorrhizapilze der Bergkiefer in der Natur nicht den freien Luftstickstoff assimilieren[1]). Findet eine Assimilation des freien Luftstickstoffes statt, so muß sie nach meiner Ansicht anderen Mikroorganismen zuzuschreiben sein. Diese könnten an den Mykorrhizen oder an der Oberfläche der Saugwurzeln leben, vielleicht durch aus den Wurzeln oder Pilzsymbionten herausdiffundierte Phosphatide angeregt. Die von diesen Organismen erzeugten Proteinstoffe könnten dann von den Mykorrhizapilzen assimiliert und an die Wurzeln vermittelt werden.

Aber auch wenn man die Erklärung im Auftreten gewisser N-bindender Mikroben an der Oberfläche der Mykorrhizen suchen will, stößt man auf Schwierigkeiten. Wäre dies nämlich der Fall, dann müßte eine derartige Stickstoffassimilierung auch durch andere Mykorrhizen möglich sein als die von *Pinus montana*, weil man wohl kaum annehmen kann, daß die vermutlichen Mikroben auf diesen Baum spezialisiert sein sollten.

Die Frage der Stickstoffaufnahme der Bergkiefer in der Natur muß noch weiter untersucht werden. Die verhältnismäßig gute Entwicklung auf Sandböden ist vielleicht ganz einfach darauf zurückzuführen, daß die Bergkiefer über ein im Verhältnis zur Krone sehr ausgedehntes Wurzelsystem verfügt, wodurch eine Deckung des Stickstoffbedarfes aus den vorhandenen kleinen Mengen von anorganischen und organischen N-Verbindungen möglich wird.

1) Die Reinkulturen lassen erkennen, daß auch das in den Mykorrhizen oft wachsende *M. R. atrovirens* in der Natur keinen freien Luftstickstoff zu assimilieren vermag.

4. Können die Mykorrhizapilze in der Natur einseitig parasitisch werden?

Es wurde oben gezeigt, daß die eigentlichen Mykorrhizapilze in Reinkulturen mitunter einseitig parasitisch werden können, so daß die Pflanzen geschädigt werden. Es ist nun theoretisch und praktisch sehr wichtig, zu wissen, ob das Symbiosengleichgewicht auch in der Natur bis zu dem Grade erschüttert werden kann, daß ein einseitiger Parasitismus entsteht, und diesesfalls unter welchen Umständen.

Eine Reihe von älteren Forschern in den siebziger und achtziger Jahren, wie Boudier, Bruns, Rees, Kamienski und Henschel, waren hauptsächlich auf der Grundlage morphologischer Untersuchungen der Ansicht, daß die Pilzkomponenten der Mykorrhiza für die höheren Pflanzen unter allen Umständen schädlich wären. Daß eine derartige generelle Ansicht vollkommen unrichtig ist, erhellt aus dem oben Gesagten. Es läßt sich aber nach den erwähnten Kulturversuchen nicht bezweifeln, daß die Ansicht dieser Forscher in gewissen Ausnahmsfällen richtig sein könnte. Man muß sich aber fragen, ob sie selbst Fälle beobachtet haben, in denen ein wirklicher Parasitismus von seiten der Mykorrhizasymbionten vorlag. Es ist nämlich ein sehr heikles Unternehmen, zu entscheiden, ob eine Wurzelkrankheit von Mykorrhizapilzen verursacht ist oder nicht, sofern man nicht mit Sicherheit die Krankheitssymptome erkennt. Ist dies nicht der Fall, so muß eine Behauptung in diesem oder jenem Sinne eine mehr oder weniger freie Annahme sein.

Lehrreich ist in dieser Beziehung die in der Literatur oft erörterte Wurzelkrankheit bei *Castanea*, die bekanntlich darauf zurückgeführt wurde, daß die Mykorrhiza ein für die Bäume parasitisches und schädliches Gebilde wäre (Pestana 1907; Ducomet 1909). Diese Krankheit tritt u. a. in seit langem aufgegebenen *Castanea*-Pflanzungen in Frankreich, Italien und Portugal auf. In diesen Kastanienhainen hat man oft die Humusdecke entfernt und die Bäume abgeästet, um Brennholz und Streu zu erhalten. Da nun die betreffende Krankheit nach dieser Behandlung leicht auftritt, hat man angenommen, daß die Mykorrhizapilze nach dem Entfernen der Humusdecke keine genügende Nahrung von außen erhalten können und aus diesem Grunde die Bäume parasitisch angreifen. Mangin (1910) zeigte jedoch, daß diese Krankheit auch auf humusreichem Boden, ja sogar auf reichlich gedüngtem auftritt. Nach Mangin folgt aus der Verbreitungsart der Krankheit, daß sie nicht auf Mykorrhizen zurück-

zuführen sein kann. „Elle s'étend peu à peu comme une tache d'huile en détruisant successivement les arbres sur une étendue de plus en plus grande; en outre, les jeunes châtaigniers meurent très vite dans les endroits contaminés et, suivant l'expression des cultivateurs, le trou du mort leur est fatal" (Mangin l. c., S. 273). Die Krankheit, für deren Ursache manche Verfasser die Mykorrhiza hielten, muß demnach andere, noch nicht erforschte Gründe haben. Zu dieser Anschauung war bereits Gibelli (1883) nach umfangreichen Studien gelangt.

Prüfen wir in der Literatur alle anderen Fälle, in denen die Mykorrhizapilze Pflanzen oder Bäume angegriffen haben sollen, so daß diese geschädigt wurden, so können wir leider keine sicheren Beweise dafür finden, daß die Krankheitsdiagnose richtig gestellt war.

Ich selbst habe bisher in der Natur keinen sicheren Fall beobachtet, in dem Pflanzen oder Bäume von allzu kräftig angreifenden mykorrhizabildenden Hymenomyzeten geschädigt worden wären. Ich halte es aber, wie gesagt, trotzdem für wahrscheinlich, daß dies unter gewissen Umständen der Fall sein kann.

Aus den Reinkulturen sehen wir, daß diese einseitig parasitischen Gebilde nicht vollkommen normalen Mykorrhizen gleichen. So dürften sie weniger reich verzweigt sein als diese, dagegen sehr kräftig intrazellulär infiziert sein, aber ein weniger regelmäßig vorkommendes Réseau besitzen. Die Langwurzeln sind wahrscheinlich sehr kräftig infiziert und die Rindenzellen oft mit Hyphen oder pseudoparenchymatischen Anhäufungen gefüllt. Ferner dürfte das Wurzelsystem stark in seiner Entwicklung gehemmt sein.

Unter welchen Umständen kann man nun eine Störung des Gleichgewichtszustandes der Mykorrhizasymbiose erwarten, so daß ein einseitiger Parasitismus der Pilze entsteht? Wir haben allen Grund zu der Vermutung, daß eine derartige Störung des Gleichgewichtes leichter bei jungen Pflänzchen entstehen kann als bei Bäumen, die lange Zeit hindurch unter ziemlich gleichartigen Verhältnissen gewachsen sind.

Auf der Grundlage der Kulturversuche kann man vermuten, daß der physiologische Zustand, in dem sich die Keime oder Pflänzchen einerseits und die Pilze andererseits beim Angriff der letzteren befinden, eine sehr große Bedeutung besitzt. Sind erstere aus diesem oder jenem Grunde schwach, während die Hyphen kräftig sind, so dürfte ein Gleichgewichtszustand nur schwer zu erreichen sein; die Pilze werden vielmehr einseitig parasitisch. Sind dagegen die Keime oder Pflänzchen

kräftig und die Pilze gleichzeitig gut ernährt, so konstituiert sich der Mutualismus [1]).

Es erübrigt indessen noch zu untersuchen, unter welchen äußeren Verhältnissen die ersterwähnte Möglichkeit eintreffen kann. Dieser Seite des Mykorrhizaproblems habe ich bisher keine eingehende Untersuchung gewidmet.

Was *Rhizoctonia silvestris* betrifft, so läßt sich noch nicht mit Sicherheit sagen, ob sie auch in der Natur den Pflänzchen und Bäumen gegenüber normalerweise hochvirulent ist, wie sie es in Reinkultur war. Es ist möglich, daß auch diese Art unter für den höheren Symbionten günstigen Verhältnissen in einer mutualistischen Symbiose mit den Wurzeln lebt und hierbei dieselbe Rolle spielt wie die eigentlichen Mykorrhizapilze. Nach den Reinkulturversuchen muß man aber annehmen, daß *Rhizoctonia silvestris* eine größere Neigung zu einer einseitig parasitischen Lebensweise hat als die mykorrhizenbildenden Hymenomyzeten (Melin 1923 a).

5. Die Bedeutung der Mykorrhizabildung für die Pilzsymbionten.

Eine Reihe von Forschern, die die Mykorrhizen als unnütze oder schädliche Gebilde betrachten, beispielsweise Sarauw (1904) und Fuchs (1911), nehmen an, daß die Mykorrhizapilze in der Natur aus der Symbiose keinen wesentlichen Nutzen ziehen. Sie sollen nämlich von den Wurzeln hauptsächlich Wasser erhalten.

Diese Ansicht ist augenscheinlich unrichtig. Die Kulturversuche haben im Gegenteil gezeigt, daß die Pilze durch die Symbiose stark gefördert werden.

In der Natur scheinen die Mykorrhizapilze zu ihrer vollen Entwicklung im großen und ganzen vollkommen von der Symbiose abzuhängen. Die meisten von ihnen bilden sicher keine Fruchtkörper ohne diese Symbiose (vgl. Melin 1923 a, 1923 b). Es ist eine bekannte Erscheinung, daß die Humushymenomyzeten nach Waldrodungen dezimiert werden und verschwinden. Jedermann kann beispielsweise leicht die Beobachtung machen, daß *Boletus elegans* völlig verschwindet, sobald die Lärchen gefällt werden. Dasselbe ist auch bei anderen *Boletus*-Arten, ferner bei Arten von *Russula*, *Lactarius*,

1) Es sei in diesem Zusammenhange daran erinnert, daß Hiltner und Störmer (1903) bezüglich der Leguminosen betonen, daß auf freiem Felde Verhältnisse eintreten können, durch welche diese Pflanzen in ihrer Widerstandskraft gegen die Knollenbakterien geschwächt werden, sei es durch mangelnde Ernährung oder durch ungünstige klimatische Verhältnisse.

Cortinarius usw. der Fall, sobald die Bäume in ihrer Umgebung gefällt werden. Thesleff (1919, S. 75) teilt z. B. mit, daß in einem Haine, dessen hauptsächliche Baumart die Espe war und in dem jährlich eine große Menge von *Boletus rufus* gefunden wurde, dieser Pilz gänzlich verschwand, sobald sämtliche Espen gefällt worden waren.

Die Kulturversuche deuten aber an, daß nicht alle Pilze gleich stark von der Symbiose abhängen. So dürfte eine Reihe von Arten als steriles Myzel im Boden ohne eine direkte Verbindung mit den Wurzeln vorkommen können, sofern die Verhältnisse im übrigen günstig liegen, während andere nur mit den Wurzeln zusammen zu wachsen scheinen. Zur ersteren Gruppe gehören die leicht kultivierbaren Arten, zur letzteren wahrscheinlich viele von den Arten, die sich nicht in Reinkulturen haben erhalten lassen.

Die Mykorrhizapilze oder ihre Vorfahren waren anfangs höchstwahrscheinlich saprophytische Bodenpilze, die sich allmählich der Symbiose anpaßten und von ihr abhängig wurden. Es ist nun möglich, daß es in der großen Menge von Pilzsymbionten einzelne Arten gibt, die noch immer unter günstigen Verhältnissen ihre ganze Entwicklung ebensogut saprophytisch als in Symbiose mit Bäumen durchlaufen können. Ich denke hierbei beispielsweise an gewisse *Tricholoma*-Arten, wie *T. personatum*, dem man sowohl in Wiesenassoziationen als in Laubwäldern begegnet[1]). Wie sich die Sache verhält, lasse ich vorläufig unbeantwortet, da ich noch keine diesbezüglichen Untersuchungen angestellt habe.

Worin liegt nun der Nutzen der Mykorrhizasymbiose für die Pilze? Daß ihre Hauptbedeutung in einer Wasserzufuhr aus den Wurzeln liegen sollte, ist a priori unwahrscheinlich, da die Mykorrhizabildung sowohl in feuchtem als in trockenem Boden erfolgt und da sich die Fruchtkörper der Pilze erst dann entwickeln, wenn die Humusdecke mehr oder weniger mit Feuchtigkeit gesättigt ist. Die Pilze müssen also gewisse Nährstoffe von den Wurzeln erhalten.

Ich habe oben gezeigt, daß die aus Samen und hervorgewachsenen Keimen von Kiefern und Fichten herausdiffundierten Phosphatide das Wachstum der Pilze in Reinkulturen stark anregen. Man muß annehmen, daß die in der Natur aus den Nadelbaumwurzeln heraus-

1) Fuchs (1911) ist es gelungen, bei *Tricholoma personatum* in Reinkultur eine Fruchtkörperbildung zu erzielen. Dies zeigt, daß diese Art ihre ganze Entwicklung als saprophytischer Pilz durchlaufen kann. Ob sie auch ein Mykorrhizapilz sein kann, bleibt noch zu untersuchen.

diffundierenden Phosphatide dieselbe günstige Wirkung ausüben[1]). Diese dürften die Pilzsymbionten chemotropisch zu den Wurzeln ziehen, wenn sich ein Myzel in der Nähe der letzteren befindet. Es ist außerdem möglich, daß manche Mykorrhizapilze der Waldbäume so stark von den Phosphatiden der Wurzeln abhängen, daß ihre Sporen nicht ohne diese Phosphatide keimen können (vgl. Melin 1923 b). Durch die Phosphatide wird das Wachstum der Hyphen angeregt, der Stoffwechsel gesteigert und, sofern alle anderen Verhältnisse günstig sind, die Mykorrhizasymbiose konstituiert.

Die Pilzsymbionten empfangen offenbar auch nach der Bildung der Mykorrhiza von den Wurzeln Phosphatide. Diese sind um so leichter erhältlich, als ja die Hyphen die äußeren Wurzelzellen dicht umspinnen. Nach den Untersuchungen Hansteen-Cranners bestehen nämlich die Zellwände aus einem kolloidalen Netzwerke, dessen Maschen die Phosphatide der Plasmamembranen enthalten. Es erscheint mir nicht unwahrscheinlich, daß die eigenartige Entwicklung der Hyphen zwischen den Zellen, die in dem für den betreffenden Mykorrhizatypus charakteristischen Hartigschen Netzwerk resultiert, mit der Phosphatidaufnahme zusammenhängt.

Außer Phosphatiden erhalten die Pilze von den Wurzeln wahrscheinlich auch Kohlenhydrate. Rexhausen (1920) hat gezeigt, daß in den Gerbstoffzellen glukosidisch gebundener Zucker vorkommt, und er nimmt demzufolge an, daß der Pilz von den Wurzeln Zucker erhält. Zur selben Ansicht ist auch Bedr Chan (1923) durch eine anatomisch-biochemische Untersuchung der Buchenmykorrhiza gelangt. Da der Pilz in die Gerbstoffzellen Haustorienhyphen entsendet (Melin 1923 a) und da Glukose für die untersuchten eigentlichen Mykorrhizapilze in Reinkulturen eine gute C-Quelle darstellt, halte ich die Ansicht Rexhausens für wahrscheinlich. Die starke Anhäufung von Stärke in der Endodermis und im Zentralzylinder der Mykorrhizen (Melin 1923 a) würde hierdurch eine natürliche Erklärung erhalten.

Dagegen gibt es nichts, was für die Annahme Peklos (1913) sprechen könnte, das nämlich die Mykorrhizapilze Gerbstoff assimilieren. Ausgeführte Kulturversuche haben gezeigt, daß die Pilze Tannin nicht verwerten können (vgl. oben).

---

1) Hansteen-Cranner (1922) hat gezeigt, daß Phosphatide auch im Boden von lebenden Wurzeln in erheblicher Menge abgegeben werden.

6. Die Entstehung der Mykorrhizasymbiose.

Die moderne biologische Forschung hat nachgewiesen, daß die höheren autotrophen Pflanzen und die Mikroorganismen des Bodens voneinander direkt oder indirekt abhängen. Jene würden bald infolge Nahrungsmangels schlecht gedeihen und allmählich geradezu absterben, wenn sich die Streudecke unbegrenzt anhäufen würde, ohne daß gleichzeitig eine Spaltung erfolgen würde. Eine Reihe von anorganischen Salzen, die vom Regenwasser gelöst werden, wären zwar nach wie vor erhältlich, dagegen wären aber andere notwendige Nährstoffe, namentlich assimilierbare Stickstoffverbindungen, nicht in genügender Menge zu erfassen. Die Pflanzen würden in erster Linie an Stickstoffmangel leiden. Die erwähnte Anhäufung wird aber durch eine große Anzahl von Mikroorganismen verhindert oder teilweise aufgehoben, die die toten Pflanzenreste angreifen und spalten, wobei wieder für die Pflanzen assimilierbare Nährstoffe gebildet werden.

Andererseits können sich die frei lebenden Bakterien und Pilze des Bodens im großen und ganzen nicht ohne die organische Substanz entwickeln, die die höheren Pflanzen liefern.

Die erwähnten Mikroorganismen sind daher in natürlichen Assoziationen ebenso wichtige Konstituenten wie die höheren Pflanzen[1]). Man kann sagen, daß die beiden Gruppen miteinander in einer Art von primitiver Symbiose leben. Diese Tatsache betont u. a. Mc Dougall (1922), der diesbezüglich sagt: „The bacteria and fungi are reguliar members of the community, and are living in social disjunctive symbiosis with the higher plants." Ward (1899) hat für diese Form der Symbiose den Namen Metabiose eingeführt. Sieht man von gewissen schädlichen Mikroorganismen, beispielsweise den Denitrifikanten ab, so kann man wohl sagen, daß diese primitive Symbiose zwischen autotrophen Pflanzen und frei lebenden Mikroben in natürlichen Pflanzengesellschaften im großen und ganzen mutualistisch ist, daß demnach normalerweise zwischen beiden Gruppen ein gewisser Gleichgewichtszustand herrscht. Wird dagegen ein Glied dieser symbiontischen Kette beschädigt, so kann dies auf die anderen Glieder unvorteilhaft einwirken.

Aus dieser primitiven Symbiose oder Metabiose, die, was die Wälder betrifft, besonders deutlich in den Mullwäldern der tropischen und temperierten Gebiete zum Ausdruck kommt, haben sich nach meiner An-

1) In einer Reihe von Krustenflechtenassoziationen und Assoziationen anderer niedrigerer Pflanzen dürften frei lebende Pilze und Bakterien nur eine geringe oder überhaupt keine Rolle spielen.

sicht die Mykorrhizen der ektotrophen und ektendotrophen Typen entwickelt. Hymenomyzeten aus der Gruppe, die die organischen Stickstoffverbindungen der Streu- und der Humusdecke spalten, griffen die Wurzeln an, in denen sie anfangs wahrscheinlich nur intrazellulär lebten. Der Angriff war anfangs schwach, wurde aber allmählich immer heftiger. Bald erhielten die Wurzeln die Fähigkeit, die Eindringlinge sozusagen auszunützen und damit war die Mykorrhizabildung ausgelöst. Es ist wahrscheinlich, daß sich die Mykorrhizen zuerst in Wäldern vom Milltypus konstituierten.

Durch die Mykorrhizabildung wurden nun beide Symbionten erheblich in ihrer Entwicklung gefördert. Die Pilzsymbionten gingen einer neuen Entwicklungsepoche entgegen, die u. a. durch eine sehr lebhafte Artenbildung charakterisiert war. Andererseits konnten die höheren Symbionten infolge der Symbiose über Klimagebiete vordringen, die sie anderenfalls nicht hätten erobern können, nämlich über Gebiete, in denen der Abbau der Humusdecke nicht in einer Salpeterbildung resultierte.

Schlußwort.

Ich habe zu zeigen versucht, daß die Mykorrhizen für die Pflänzchen und Bäume auf Rohhumusböden und verwandten Bodentypen eine vitale Bedeutung besitzen. Sie müssen demnach bei der Waldpflege soviel als möglich begünstigt werden. Welche Wege hierbei einzuschlagen sind, wird sich erst nach weiteren eingehenden Untersuchungen detailliert angeben lassen. Theoretisch hat man danach zu streben, daß die Wurzeln mit den zweckmäßigsten Pilzsymbionten in Verbindung kommen, daß diese eine genügend hohe Virulenz besitzen und über zweckmäßige Stickstoffverbindungen verfügen.

Die Weiterverbreitung der Pilze besorgt zwar die Natur selbst durch Basidiosporen. Auf neuem Waldboden, z. B. auf einzelnen vor kurzem trockengelegten Moorböden (Melin 1917), scheint jedoch diese Sporenbesäung anfangs keinen nennenswerten Effekt zu haben, und zwar wahrscheinlich aus dem Grunde, weil die Sporen hier nicht keimen können, sofern sie nicht dicht neben Wurzeln gelangen. Auf derartigen Böden läßt sich die Mykorrhizabildung durch Zufuhr von gutem Rohhumus und wahrscheinlich auch durch Sporenbesäung im Verein mit den Samen beschleunigen.

Außerdem ist es wahrscheinlich, daß künftige Untersuchungen zeigen werden, daß einige Mykorrhizapilze bessere Stickstoffvermittler sind als andere. Ist dies der Fall, so müssen die besten Pilze auf Kosten der anderen begünstigt werden. Wie dies zu erzielen ist, läßt sich natürlich jetzt nicht sagen. Die Organismen des Bodens zu beherrschen, dürfte zu den schwersten Problemen der Bodenbiologie gehören.

Mit der Konstituierung der Symbiose mit den nützlichsten Pilzen ist aber die Aufgabe der Waldpflege hinsichtlich der Mykorrhizen noch nicht zu Ende, vielmehr handelt es sich jetzt darum, daß diese Pilze zweckmäßige Stickstoffverbindungen erhalten, so daß der Stickstoffbedarf des höheren Symbionten gedeckt werden kann. Da eine künstliche Zufuhr von Nährstoffen in den meisten Fällen nicht in Betracht kommen kann, handelt es sich darum, zu versuchen, die Humusdecke in einem zur mykotrophen Nahrungsaufnahme geeigneten Zustande zu erhalten. Wenn sich auch hierfür noch keinerlei bestimmte Richtlinien angeben lassen, so dürfte man doch sagen können, daß der lockere Rohhumustypus (vgl. oben) der für die Pilze günstigste ist und daß Waldpflegemethoden, die den Stickstoffumsatz in der Rohhumusdecke fördern (vgl. Hesselman 1917 b), auch die Mykorrhizapilze und damit die Stickstoffassimilation des höheren Symbionten begünstigen.

Die hier behandelte Mykorrhizensymbiose stellt ein reiches theoretisches und praktisches Arbeitsfeld für künftige Forschungen dar. Eine allseitigere Erforschung dieser Symbiose muß parallel und im Zusammenhange mit der Erforschung der Eigenschaften und der Biologie der Humusdecke erfolgen. Auf diesem Wege sind sicher Resultate zu erzielen, die für die praktische Waldpflege die größte Bedeutung besitzen und gleichzeitig unsere Kenntnisse über eine von den interessantesten Symbiosenformen der Pflanzenwelt vertiefen werden.

Tabellen.

Tab. 1. Wachstum von *Boletus luteus* auf Malzagar. Stamm seit 20. Sept. 1924 kultiviert; Beginn des Versuches am 27. Okt. 1924. S. 12.

Tage vom Anfang des Versuches an	Radiales Wachstum Radius				Längenzuwachs (Durchschnitt)
	I	II	III	IV	
	mm	mm	mm	mm	mm
10—13	6.0	6,0	6,3	5,4	5,9
14—17	4,8	4,9	5,4	5,0	5,0
18—21	3,6	3,1	3,5	3,5	3,4
22—25	2,5	2,0	1,5	1,5	1,9
26—29	1,5	2,5	2,0	2,0	2,0
30—33	3,0	3,5	3,0	2,5	3,0
34—37	3,0	3,0	3,0	2,5	2,9
38—41	2,5	2,4	2,4	1,4	2,2
42—45	2,0	1,6	1,6	1,6	1,7

Tab. 2. Wachstum von *Boletus variegatus* auf Malzagar. Stamm seit 29. Juli 1922 kultiviert; Versuch am 29. Okt. 1924 angefangen. S. 12.

Tage vom Anfang des Versuches an	Radiales Längenwachstum Radius				Längenwachstum (Durchschnitt)
	I	II	III	IV	
	mm	mm	mm	mm	mm
8—11	3,0	3,0	3,0	2,7	2,9
12—15	3,0	2,4	2,7	3,3	2,9
16—19	2,5	2,5	2,5	3,4	2.7
20—23	2,5	4,1	3,3	3,1	3,3
24—27	4,0	3,5	3,5	3,5	3,6
28—31	3,5	4,0	4,0	3.0	3,6
32—35	3,0	4,0	3.5	2,5	3,3
36—39	2,5	2,5	3,0	2,7	2,7

Tab. 3. Wachstum von *M. R. Abietis* auf Malzagar. Stamm seit 26. Mai 1920 kultiviert; Versuch am 27. Okt. 1924 angefangen. S. 13.

Tage vom Anfang des Versuches an	Radiales Längenwachstum Radius				Längenzuwachs (Durchschnitt)
	I	II	III	IV	
	mm	mm	mm	mm	mm
8— 9	0,9	0,9	1,2	0,9	1,0
10—11	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6
12—13	0,6	0,9	0,9	0,9	0,8
14—15	0,3	0,3	0,3	0,6	0,4
16—17	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3
18—19	0,3	0,5	0,2	0,0	0,3
20—21	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
22—23	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
24—25	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Tab. 4. Wachstum von *Rhizoctonia silvestris* auf Malzagar. Stamm seit 20. Jan. 1920 kultiviert; Versuch am 27. Okt. 1924 angefangen. S. 14.

Tage vom Anfang des Versuches an	Radiales Längenwachstum Radius				Längenwachstum (Durchschnitt)
	I	II	III	IV	
	mm	mm	mm	mm	mm
10—13	4,5	4.8	4,5	4,5	4,6
14—17	3,0	2,7	3,4	3,5	3,1
18—21	3,1	2,9	2,3	3,3	2,9
22—25	4,0	4,5	3,5	3,7	3,9
26—29	4,0	3,5	3,8	3,8	3,8
30—33	4,0	3,5	3,7	4,0	3,8
34—37	3,5	3,0	3,5	3,5	3,4
38—41	3,5	4,0	4,0	3,5	3,8
42—45	3,0	4,0	3,0	4,0	3,5

Tab. 5. Wachstum von *M. R. atrovirens* auf Malzextrakt. Stamm seit 16. Mai 1920 kultiviert; Versuch am 12. Nov. 1924 angefangen. S. 14.

Tage vom Anfang des Versuches an	Radiales Längenwachstum Radius				Längenwachstum (Durchschnitt)
	I	II	III	IV	
	mm	mm	mm	mm	mm
6— 9	5,7	5,7	5,4	5,7	5,6
10—13	5,8	5,8	6,6	6,3	6,1
14—17	5,5	5,5	5,0	5,5	5,4
18—21	4,0	4,0	5,0	4,5	4,4
22—25	5,0	5,0	4,5	5,0	4,9
26—29	5,0	5,0	4,5	5,0	4,9

Tab. 6. Wachstum von sieben untersuchten eigentlichen Mykorrhizenpilzen auf Malzextrakt bei verschiedenen Wasserstoffionenkonzentrationen. Versuchszeit 5 Wochen. S. 15.

Pilz	p_H Anfangs	p_H Am Ende des Versuches	Trockengewicht mg	Farbstoff ausgeschieden
Boletus luteus	3,3	3,0	50	+
	3,9	3,1	60	+
	4,4	3,4	90	++
	5,0	4,0	110	++
	5,7	4,3	95	++
	6,2	4,8	95	+++
	7,2	6,3	15	0
	8,9	7,8	0	0
Boletus variegatus	3,3	3,0	120	Kein Farbstoff ausgeschieden
	3,9	3,1	125	
	4,4	3,4	140	
	5,0	3,5	225	
	5,7	3,8	150	
	6,2	4,2	115	
	7,2	6,8	2	
	8,0	7,8	0	
M. R. silvestris β	3,3	3,1	5	0
	3,9	3,6	25	0
	4,4	4,8	40	+
	5,0	6,6	35	++
	5,7	6,0	25	+
	6,2	5,8	18	+
	7,2	—	5	0
	8,0	7,8	0	0
M. R. Abietis	3,3	3,0	10	0
	3,9	3,4	14	0
	4,4	3,8	40	+
	5,0	4,0	40	++
	5,7	4,8	15	+++
	6,2	5,6	6	+++
	7,2	—	3	+
	8,0	7,8	0	0

Pilz	p_H Anfangs	p_H Am Ende des Versuches	Trockengewicht mg	Farbstoff ausgeschieden
Boletus granulatus	3,4	3,2	2	0
	4,1	3,6	4	0
	4,4	4,4	5	0
	4,9	4,4	6	+
	5,7	4,5	40	+
	6,0	4,8	35	+
	7,0	—	2	0
Boletus badius	3,4	—	52	+
	4,1	4,2	40	+
	4,4	4,0	54	+
	4,9	3,8	67	++
	5,7	4,0	47	++
	6,0	4,4	42	+
	7,0	6,0	15	0
M. R. silvestris γ	3,3	3,1	0	
	3,9	3,4	8	
	4,4	3,7	10	+
	5,0	4,5	20	++
	5,7	4,7	17	+++
	6,2	5,4	12	+++
	7,2	—	2	+
	8,2	7,6	1	+

Tab. 7. Wachstum von *Rhizoctonia silvestris* und *M. R. atrovirens* α auf Malzextrakt bei verschiedenen Wasserstoffionenkonzentrationen. Die Stämme seit 3 bzw. $2^3/_4$ Jahren kultiviert. Versuchszeit 14 Tage. S. 17.

Rhizoctonia silvestris			*M. R. atrovirens* α		
p_H		Trockengewicht	p_H		Trockengewicht
Anfangs	Am Ende des Versuches	mg	Anfangs	Am Ende des Versuches	mg
3,4	3.2	64	3,4	2,6	240
4,1	3,5	70	4,1	3,1	230
4.4	4,1	70	4,4	3,7	190
4,9	4,2	70	4,9	3,8	175
5,7	4,4	57	5,7	4,5	168
6,0	4,5	76	6,0	4,7	168
7,0	6,0	73	7,0	6,0	205

Tab. 8. Wachstum auf 0,05 %igem NH_4Cl als Stickstoffquelle mit (I) und ohne (II) Phosphatide. Versuchszeit 40 Tage. S. 21.

Pilz		p_H		p_H in Kontrollkolben am Ende des Versuches	Farbe		Farbstoff herausdiffundiert	Trockengewicht (Mittel) mg	Anmerkungen
		Anfangs	Am Ende des Versuch.		Lufthyphen	Substratmyzel			
Boletus variegatus	I.	5,0	4,0	4,8	rotbraun	schwach schmutzigbraun	×	24	
	II.	5,0	3,4	4,8	weiß	milchweiß	0	8	
M. R. silvestris β	I.	5,0	3,1	4,8	rahmgelb	rahmgelb	0	22,5	
	II.	5,6	3,4	5,5	weiß	schwach rahmgelb	0	14	
M. R. silvestris γ	I.	5,0	3,0	4,8	—	schmutzig milchweiß	0	34	Keine Lufthyphen
	II.	5,6	5,0	5,5	—	dito	0	0,5	dito
M. R. Abietis	I.	5,0	3,1	4,8	—	„	0	28	„
	II.	5,6	5,1	5,5	—	„	0	0,5	„

Tab. 9. Wachstum auf 0,062%igem $(NH_4)_2HPO_4$ als Stickstoffquelle mit (I) und ohne (II) Phosphatide. Versuchszeit 40 Tage. S. 21.

Pilz		p_H Anfangs	p_H Am Ende des Versuch.	p_H in Kontrollkolben am Ende des Versuches	Farbe: Lufthyphen	Farbe: Substratmyzel	Farbstoff	Trockengewicht (Mittel) mg	Anmerkungen
Boletus variegatus	I.	4,8	3,5	4,7	rostbraun	schmutzig-gelbweiß	Kein Farbstoff ausgeschieden	41	
	II.	4,8	4,5	5,0	—	milchweiß		3	Keine Lufthyphen
M. R. silvestris β	I.	4,8	3,6	4,7	—	zitronengelb		16	dito
	II.	4,8	4,5	5,0	—	schwach rahmgelb		2,5	„
M. R. silvestris γ	I.	5,0	3,0	5,0	weiß	milchweiß		37	
	II.	4,8	4,4	5,0	—	„		3	„
		5,0	4,3	5,0	—	„		4,0	„
M. R. Abietis	I.	5,0	3,0	5,0	weiß	„		26	
	II.	4,8	4,5	5,0	—	„		2,5	„

Tab. 10. Wachstum auf 0,095%igem KNO_3 als Stickstoffquelle mit (I) und ohne (II) Phosphatide. Versuchszeit 40 Tage. S. 21.

Pilz		p_H Anfangs	p_H Am Ende des Versuch.	p_H in Kontrollkolben am Ende des Versuches	Farbe: Lufthyphen	Farbe: Substratmyzel	Farbstoff ausgeschieden	Trockengewicht (Mittel) mg	Anmerkungen
Boletus variegatus	I.	5,0	5,4	5,1	rostbraun	schmuztig-braun	×	22	
	II.	4,7	4,9	4,6	weiß	schwach braun	0	2,5	
		5,0	4,5	5,1	„	dito	0	2,0	
M. R. silvestris β	I.	5,0	5,6	5,1	rahmgelb	schmutzig-graubraun	× ×	19	
	II.	4,7	5,1	4,6	weiß	schwach rahmgelb	0	1,5	
M. R. silvestris γ	I.	5,0	5,0	5,1	—	schmutzig-graubraun	× ×	1	Keine Lufthyphen
	II.	4,7	4,5	4,6	—	dunkel-braun	×	1,5	dito
M. R. Abietis	I.	5,0	5,1	5,1	—	schwarz-braun	× ×	1,5	„
	II.	4,7	4,4	4,6	—	dunkel-braun	×	1,5	„

Tab. 11. Wachstum auf 0,028 %igem Harnstoff als Stickstoffquelle mit (I) und ohne (II) Phosphatide. Versuchszeit 40 Tage. S. 21.

Pilz	p_H		p_H in Kontrollkolben am Ende des Versuches	Farbe		Farbstoff ausgeschieden	Reaktion Nessler am Ende des Versuches[1])	Trockengewicht (Mittel) mg	Bemerkungen
	Anfangs	Am Ende des Versuches		Lufthyphen	Substratmyzel				
Boletus variegatus									
I.	5,7	5,8	5,8	gelbbraun mit rosa Anstrich	schmutzig-gelbbraun	×	×	28,0	
II.	5,1	5,8	5,3	—	milchweiß	0	0	2,5	Keine Lufthyphen
	5,7	5,8	5,8	—	„	0	0	4,0	dito
M. R. silvestris β									
I.	5,7	5,9	5,8	goldgelb	schwach gelbbraun	××	××	23	
II.	5,1	5,9	5,3	—	milchweiß	0	—	1,5	„
M. R. silvestris γ									
I.	5,7	6,3	5,8	—	dunkel sepiabraun	×××	××	24	„
II.	5,1	5,4	5,3	—	hellgrau	0—×	—	2,5	„
M. R. Abietis									
I.	5,7	6,3	5,8	—	dunkel sepiabraun	×××	××	16,5	„
II.	5,1	5,4	5,3	—	hellgrau	0—×	—	1,5	„

Kontrollen am Ende des Versuches mit schwacher NH_3-Reaktion (×).

1) Die Intensität der Farbe wird durch eine dreigradige Skala angegeben (× = schwache aber deutliche, ×× = kräftige, ××× = sehr kräftige Farbe).

Tab. 12. Wachstum auf 0,062%igem Asparagin als Stickstoffquelle mit (I) und ohne (II) Phosphatide. Versuchszeit 40 Tage. S. 21.

Pilz	pH		p_H in Kontrollkolben am Ende des Versuches	Farbe		Farbstoff ausgeschieden	Reaktion Nessler am Ende des Versuches	Trockengewicht (Mittel) mg	Bemerkungen
	Anfangs	Am Ende des Versuches		Lufthyphen	Substratmyzel				
Boletus variegatus									
I.	4,9	4,5	4,9	grau mit rosa Anstrich	schmutzig-rotbraun	××	×	18	
II.	5,0	5,0	5,0	weiß	milchweiß	0	—	3,0	
	4,9	4,3	4,9	„	„	0	0	6,0	
M. R. silvestris β									
I.	4,9	5,8	4,9	rahmgelb	schmutzig-gelbbraun	××	××	21,0	
II.	5,0	5,2	5,0	weiß	schwach gelbbraun	0	—	2,0	
M. R. silvestris γ									
I.	4,9	4,9	4,9	grau	gelbbraun	××	××	32,0	
II.	5,0	4,8	5,0	—	hellbraun	×	—	3,0	Keine Lufthyphen
M. R. Abietis									
I.	4,9	4,9	4,9	grau	dunkelrotbraun	×××	×××	11,5	
II.	5,0	4,7	5,0	—	hellbraun	×	—	2,0	„

In Kontrollkolben am Ende des Versuches keine Reaktion mit Nessler.

Tab. 13. Wachstum auf 0,1 %igem Pepton als Stickstoffquelle mit (I) und ohne (II) Phosphatide. Versuchszeit 40 Tage. S. 21.

Pilz		p_H		p_H in Kontrollkolben am Ende des Versuches	Farbe		Farbstoff ausgeschieden	Reaktion Nessler am Ende des Versuches	Trockengewicht (Mittel) mg	Bemerkungen
		Anfangs	Am Ende des Versuches		Lufthyphen	Substratmyzel				
Boletus variegatus	I.	5,1	5,5	4,7	hellgrau	schmutzig-gelbbraun	×	××	31	
	II.	5,0	5,1	5,1	weiß	schmutzig-milchweiß	0–×	—	4,0	
M. R. silvestris β	I.	5,1	4.1	4,7	rahmgelb	schmutzig-gelbbraun	××	×	18	
	II.	5,0	5,4	5,1	weiß	„	××	—	5,0	
M R silvestris γ	I.	5,0	5,0	4,7	—	schmutzig-braun	×	×	4	Keine Lufthyphen
	II.	5,0	4,9	5,1	—	dito	×	—	3,0	dito
M. R. Abietis	I.	5,0	5,0	4,7	—	„	×	×	8	„
	II.	5,0	5,0	5,1	—	dunkelbraun	×	—	3,0	„

In Kontrollkolben am Ende des Versuches keine Reaktion mit Nessler.

Tab. 14. Wachstum auf 0,091 %iger Hefenukleinsäure als Stickstoffquelle mit (I) und ohne (II) Phosphatide. Versuchszeit 40 Tage. S. 41.

Pilz	p_H Anfangs	p_H Am Ende des Versuches	p_H in Kontrollkolben am Ende des Versuches	Farbe: Lufthyphen	Farbe: Substratmyzel	Farbstoff ausgeschieden	Reaktion Nessler am Ende des Versuches	Trockengewicht (Mittel) mg	Bemerkungen
Boletus variegatus									
I.	4,9	5,2	4,9	rostbraun	schmutzig-graubraun	0—×	0—×	32,5	
II.	4,9	3,6	4,9	weiß	schmutzig-milchweiß	0	—	15	
M. R. silvestris β									
I.	4,9	5,0	4,9	gelbbraun	rahmgelb	0—×	××	23,5	
II.	5,0	5,3	5,1	weiß	schwach rahmgelb	0	—	2,0	
M. R. silvestris γ									
I.	4,9	5,0	4,9	grau	sepiabrau	×××	×××	17,5	
II.	5,0	5,0	5,1	—	hellbraun	0	—	3,0	Keine Lufthyphen
M. R. Abietis									
I.	4,9	5,0	4,9	grau	sepiabraun	×××	×××	14	
II.	5,0	5,0	5,1	—	hellbraun	0—×	—	3,0	dito

Kontrollen am Ende des Versuches mit sehr schwacher (0—×) NH_3-Reaktion.

Tab. 15. Zuwachssteigerung der eigentlichen Mykorrhizenpilze und *Rhizoctonia silvestris* durch die Phosphatide auf verschiedenen Stickstoffquellen. Die Zahlen abgerundet. (Zuwachs ohne Phosphatide = 1). S. 22.

Pilz	Ammonium-chlorid	Ammonium-phosphat	Kalium-nitrat	Harn-stoff	Aspa-ragin	Pepton	Nuklein-säure
Boletus varigatus	3	14	9—11	7—11	3—6	8	2
M. R. silvestris β	2	6	13	15	11	4	12
„ „ „ *γ*	68	9—12	0	10	11	1,3	6
„ „ *Abietis*	56	10	0	11	6	3	5
Rhizoctonia silvestris	—	9	6	9	7	5	8

Tab. 16. Wachstum von *Rhizoctonia silvestris* auf verschiedenen Stickstoffquellen, mit (I) und ohne (II) Phosphatide. Versuchszeit 3 Wochen. S. 24.

Stickstoffquelle	p_H		p_H in Kontrollkolben am Ende des Versuches	Farbe		Farbstoffausgeschieden	Reaktion Nessler am Ende des Versuches	Trockengewicht (Mittel) mg
	Anfangs	Am Ende des Versuchs		Lufthyphen	Substratmyzel			
$(H_4N)_2HPO_4$ 0,062 %								
I.	5,0	3,0	5,0	dunkelgrün	schwarzgrün	0—×	0	45
II.	4,8	4,2	5,0	grau	braun	0	—	5,0
KNO_3 0,095 %								
I.	5,0	5,7	5,1	dunkelgrün	schwarzgrün	0—×	0	30
II.	4,7	5,4	4,6	grau	dunkelbraun	0	—	4,5
Asparagin 0,062 %								
I.	4,9	5,1	4,9	dunkelgrün	schwarzgrün	×	0	50
II.	5,0	6,0	5,0	grau	dunkelbraun	0	—	7,0
Harnstoff 0,028 %								
I.	5,7	5,5	5,8	dunkelgrün	schwarzgrün	×	×	38,5
II.	5,1	6,1	5,3	grau	dunkelbraun	0	—	4,5
Pepton 0,1 %								
I.	5,0	4,7	4,7	dunkelgrün	schwarzgrün	0—×	0	54
II.	5,0	5,8	5,1	grau	dunkelbraun	0—×	—	12
Nukleinsäure 0,091 %								
I.	4,9	4,6	4,9	dunkelgrün	schwarzgrün	0	0	41
II.	5,0	5,0	5,1	hellgrau	schwarzbraun	0	—	5

Tab. 17. Wachstum von *M. R. atrovirens* (α und β) auf N_4HNO_3 (0,037 %), mit und ohne Phosphatide (α aus Kiefernsamen, β aus Fichtensamen). Versuchszeit 14 Tage. Zimmertemperatur. A: die Samen weggenommen, bevor das Myzel hineingebracht wurde; B: die Samen während der ganzen Versuchszeit in den Kolben. p_H anfangs 5,1. S. 24.

Versuch mit	Ohne Phosphatide		Mit Phosphatiden			
			A.		B.	
	Trockengewicht mg	p_H am Ende des Versuches	Trockengewicht mg	p_H am Ende des Versuches	Trockengewicht mg	p_H am Ende des Versuches
M. R. atrovirens α	14	3,1	38	4,6	35	4,7
M. R. atrovirens β	5	3,4	32	3,7	41	4,1

Tab. 18. Wachstum von *Boletus variegatus* und *M. R. silvestris* β. Die Phosphatide (aus *Pinus montana*-Samen) teils bei etwa 30° C, teils bei Zimmertemperatur erhalten. Versuchszeit 40 Tage. A: die Samen weggenommen, bevor das Myzel hineingebracht wurde; B: die Samen während der ganzen Versuchszeit in den Kolben. S. 26.

Versuch	Pepton			Ammoniumphosphat	
	p_H am Ende des Versuches	Trockengewicht (Mittel) mg	Reaktion Nessler	p_H am Ende des Versuches	Trockengewicht (Mittel) mg
I. Phosphatide bei etwa 30° C:					
Boletus variegatus					
A.	4,5	33	×	—	—
B.	5,1	38	××	3,5	28
M. R. silvestris β					
A.	4,0	13	×	—	—
B.	4,0	13	×	3,5	20
II. Phosphatide bei Zimmertemperatur:					
Boletus variegatus					
A.	5,5	31	××	3,5	41
B.	5,5	33	××	3,6	33
M. R. silvestris β					
A.	4,2	15	×	3,6	16
B.	4,1	18	×	—	—

Tab. 19. Wachstum von *Boletus variegatus* und *M. R. silvestris β* auf stickstofffreiem Substrat, mit und ohne Phosphatide. Versuchszeit 4 Monate. Zimmertemperatur. S. 27.

Versuch	p_H		p_H Kontrolle am Ende des Versuches	Trockengewicht (Mittel) mg
	Anfangs	Am Ende des Versuches		
I. Phosphadite bei Zimmertemperatur:				
Boletus variegatus	5,1	4,7	4,8	1,8
M. R. silvestris β	5,1	4,6	4,8	1
II. Phosphatide bei etwa 30° C:				
M. R. silvestris β	5,1	4,6	4,8	1,4
III. Kontrolle ohne Phosphatide:				
Boletus variegatus	4,8	4,7	4,8	1,5
M. R. silvestris β	4,8	4,6	4,8	0,5

Tab. 20. Wachstum von *Boletus variegatus* auf Pepton als Stickstoffquelle. Phosphatide aus einer verschiedenen Anzahl von Kiefernsamen. Versuchszeit 40 Tage. p_H anfangs 5,0. S. 28.

Versuch	Anzahl von Samen oder Keimlingen	p_H am Ende des Versuches	Farbe		Farbstoff ausgeschieden	Reaktion NESSLER	Trockengewicht (Mittel) mg
			Lufthyphen	Substratmyzel			
Serie A. Samen weggenommen, bevor das Myzel hineingebracht wurde.	1	4,7	keine	schmutzig gelbbraun	×	××	12
	5	4,6	hellgrau	do.	×	×	26
	10	4,6	do.	„	×	×	30
	20	4,6	„	„	×	×	33
Serie B. Samen während des ganzen Versuches in den Kolben	1	3,9	keine	schmutzig gelbbraun	×	××	17
	10	4,2	grau	gelbbraun	×	××	28
	20	4,2	grau	dunkelbraun	×	×	33

Tab. 21. Wachstum von *Boletus luteus* auf Ammoniumphosphat als Stickstoffquelle. Phosphatide aus einer verschiedenen Anzahl von Kiefernsamen. Versuchszeit 32 Tage. p_H anfangs 5,0. S. 28.

Versuch	Anzahl von Samen oder Keimlingen	p_H am Ende des Versuches	Farbe		Farbstoff ausgeschieden	Trocken-Gewicht (Mittel)
			Lufthyphen	Substratmyzel		mg
Serie A.						
Samen weggenommen, bevor das Myzel hineingebracht wurde	1	3,3	hellgrau	gelbbraun	0	9
	5	3,1	graubraun	schmutzig-gelbbraun	0	16,5
	10	3,0	„	„	0	16
	20	2,7	„	„	0	16,5
Serie B.						
Samen während des ganzen Versuches in den Kolben	1	2,7	graubraun	schmutzig-gelbbraun	0	14
	5	2,7	„	do.	0	27
	10	2,7	„	„	0	21
	20	2,7	„	„	0	25
Serie C.						
Kontrolle ohne Samen	—	3,6	0	gelbbraun	0	2

Tab. 22. Wachstum von *Boletus luteus* auf Ammoniumnitrat (0,037 %) als Stickstoffquelle. Phosphatide aus einer verschiedenen Anzahl von Samen von *Pinus silvestris*. Versuchszeit 45 Tage. p_H zu Beginn des Versuches = 5,2. S. 28.

Versuch	Anzahl von Samen	p_H am Ende des Versuches	Farbe		Farbstoff ausgeschieden	Trockengewicht (Mittel)
			Lufthyphen	Substratmyzel		mg
Serie A.						
Samen weggenommen, bevor das Myzel hineingebracht wurde.	1	3,9	schwach graubraun	gelbweiß	0	4
	5	3,4	graubraun	dunkel gelbbraun	×	21
	10	3,7	„	do.	×	25
	20	5,3	„	„	×	17
Serie B.						
Samen während des ganzen Versuches in den Kolben	1	3,6	keine	gelbgrau	0	8
	5	5,1	graubraun	dunkelbraun	×	28
	10	4,9	„	braun	×	25
	20	5,8	„	dunkelbraun	×	13
Serie C.						
Kontrolle ohne Samen	—	3,9	keine	gelbgrau	0	3

Tab. 23. Wachstum von *Boletus luteus* auf Ammoniumnitrat (0,037 %) als Stickstoffquelle. Phosphatide aus einer verschiedenen Anzahl von Samen von *Pinus montana*. Versuchszeit 45 Tage. p_H anfangs = 5,2. S. 28.

Versuch	Anzahl von Samen	p_H am Ende des Versuches	Farbe		Farbstoff ausgeschieden	Trockengewicht (Mittel) mg
			Lufthyphen	Substratmyzel		
Serie A. Samen weggenommen, bevor das Myzel hineingebracht wurde.	1	3,8	schwach graubraun	gelbweiß	0	3
	5	3,4	graubraun	dunkel gelbbraun	×	15
	10	4,2	„	do.	×	24
	20	5,3	„	„	×	36
Serie B. Samen während des ganzen Versuches in den Kolben.	1	3,6	schwach graubraun	gelbbraun	×	21,5
	5	5,0	graubraun	dunkel gelbbraun	×	24
	10	5,5	„	dunkelbraun	×	18
	20	5,5	„	„	××	20
Serie C. Kontrolle ohne Samen.	—	3,9	keine	gelbgrau	0	3

Tab. 24. Wachstum von *Rhizoctonia silvestris* auf Asparagin (0,062 %) als Stickstoffquelle. Phosphatide aus einer verschiedenen Anzahl von Samen von *Pinus silvestris*. Versuchszeit 24 Tage. S. 28.

Anzahl von Samen	p_H		Trockengewicht (Mittel) mg
	Anfangs	Am Ende des Versuches	
1	5,0	4,7	59
5	5,1	4,9	61,5
10	5,1	4,9	57
20	5,1	4,9	57

4 Kolben mit je 40 und 4 Kolben mit je 80 Samen werden sämtlich infiziert.

Tab. 25. Wachstum der Wurzelpilze in stickstoffreier Nährlösung ohne und mit Phosphatpuffer. Durchschnitt aus zwei Versuchen. p_H anfangs = 4,8. S. 31.

Pilz	Ohne Phosphatpuffer			Mit Phosphatpuffer		
	p_H am Ende des Versuches	Trockengewicht (Durchschnitt) mg	Versuchszeit Tage	p_H am Ende des Versuches	Trockengewicht (Durchschnitt) mg	Versuchszeit Tage
Boletus luteus	—	3,0[1])	80	4,7	1,5	190[2])
„ *variegatus*	3,8	3,0	280[2])	4,7	1,5	190[2])
M. R. silvestris α	4,5	1,0	65	—	—	—
„ „ „ β	3,8	0,6	280[2])	4,6	0,5	190[2])
„ „ „ γ	4,5	1,0	65	4,6	0,8	190[2])
„ „ *Abietis*	4,1	1,3	280[2])	5,0	1,0	190[2])
Rhizoctonia silvestris	—	3,3[3])	80	4,6	3,5	190[2])
M. R. atrovirens α	3,6	5,0	280[2])	—	—	—
Kontrolle ohne Pilz	4,8	—	65	—	—	—

Tab. 26. Wachstum einiger echten Mykorrhizenpilze auf verschiedenen Stickstoffquellen. Mit Phosphatiden. a) Trockengewicht: Durchschnitt aus zwei Versuchen (die Zahlen relativ);b) p_H am Beginn und Ende des Versuches; c) Reaktion Nessler am Ende des Versuches. S. 32.

		Boletus variegatus	*M. R. silvestris* β	*M. R. silvestris* γ	*M. R. Abietis*	Kein Pilz
Ammoniumchlorid NH_4Cl 0,05 %	a)	100	96	92	100	
	b)	5,0 4,0	5,0 3,1	5,0 3,0	5,0 3,1	5,0 4,8
Ammoniumphosphat $(NH_4)_2HPO_4$ 0,062 %	a)	100	68	100	93	
	b)	4,8 3,5	4,8 3,6	5,0 3,0	5,0 3,0	5,0 5,0
Kaliumnitrat KNO_3 0,095 %	a)	54	81	3	5	
	b)	5,0 5,4	5,0 5,6	5,0 5,0	5,0 5,1	5,0 5,1
Harnstoff CON_2H_4 0,028 %	a)	68	98	65	61	
	b)	5,7 5,8	5,7 5,9	5,7 6,3	5,7 6,3	5,7 5,8
	c)	×	××	××	××	0—×
Acetamid C_2H_5ON 0,044 %	a)	18	26	14	14	
	b)	5,1 4,3	5,1 4,8	5,1 4,8	5,1 4,8	5,1 5,0
	c)	0—×	0—×	0—×	0—×	0—×
Guaninhydrochlorid $C_5H_5N_5O \cdot 2HCl$ 0,042 %	a)	20	64	28	25	
	b)	4,9 4,8	4,9 4,9	4,9 4,8	4,9 5,0	4,9 4,9
	c)	0—×	0—×	×—××	××	0—×

1) Stickstoffgehalt von Frau Karin Knutson schätzungsweise bestimmt zu 1,3 % (Methode Dumas und Pregl).

2) Der Zuwachs hat nach 2 Monaten ganz aufgehört, da die Lufthyphen zusammengefallen sind.

3) Der Stickstoffgehalt schätzungsweise bestimmt zu 0,5 % (Methode Dumas und Pregl).

		Boletus variegatus	*M. R. silvestris β*	*M. R. silvestris γ*	*M. R. Abietis*	Kein Pilz
Hypoxanthinhydrochlorid	a)	15	98	3	4	
$C_5H_4N_4O \cdot 2HCl$	b)	4,9 4,6	4,9 5,1	4,9 5,1	4,9 5,0	4,9 4,9
0,049 %	c)	0—×	0—×	0—×	0—×	0—×
Glykokoll	a)	12	77	8	6	
$C_2H_5NO_2$	b)	4,9 5,3	4,9 4,4	4,9 4,9	4,9 4,9	4,9 4,9
0,07 %	c)	×—××	0—×	0—×	×	0—×
Asparagin	a)	44	89	86	41	
$C_4H_8N_2O_3$	b)	4,9 4,5	4,9 5,8	4,9 4,9	4,9 4,9	4,9 4,9
0,062 %	c)	×	××	××	××	0
Leucin	a)	7	0	0	0	
$C_6H_{13}NO_2$	b)	5,0 4,8	5,0 5,0	5,0 5,0	5,0 5,0	5,0 5,0
0,122 %	c)	×	0—×	0—×	0—×	0—×
Tyrosin	a)	2	9	5	2	
$C_9H_{11}NO_3$	b)	5,0 5,0	5,0 5,0	5,0 5,0	5,0 4,9	5,0 5,1
0,169 %	c)	×	0	0—×	0—×	0—×
Cystin	a)	12	38	24	29	
$C_6H_{12}N_2O_4S_2$	b)	5,0 4,6	5,0 4,7	5,0 4,5	5,0 4,1	5,0 4,7
0,11 %	c)	0—×	0—×	0—×	0—×	0—×
Lecithin [1]	a)	0	0	0	0	
$C_{25}H_{54}O_{23}NP$	b)	5,0 5,0	5,0 5,0	5,0 5,0	5,0 5,0	5,0 5,0
0,78 %	c)	0	0	0	0	0
Hippursäure	a)	17	4	3	4	
$C_9H_9O_3N$	b)	5,0 4,6	5,0 5,0	5,0 5,0	5,0 5,0	5,0 5,1
0,167 %	c)	0—×	0—×	0—×	0—×	0—×
Nukleinsäure [2]	a)	79	100	47	50	
$C_{43}H_{61}N_{15}P_4O_{34}$	b)	4,9 5,2	4,9 5,0	4,9 5,0	4,9 5,0	4,9 4,9
0,091 %	c)	×	××	×××	×××	0—×
Nukleinsäure [2]	a)	68	85	70	86	
0,5 %	b)	5,0 5,7	5,0 5,5	5,0 5,0	5,0 4,9	5,0 5,0
	c)	×××	××	×	××	0—×
Pepton [3]	a)	76	77	11	29	
0,1 %	b)	5,1 5,5	5,1 4,1	5,0 5,0	5,0 5,0	5,0 5,0
	c)	××	×	×	×	0
Legumin [4]	a)	37 [5]	60 [5]	22	75	
0,07 %	b)	5,1 4,8	5,1 5,1	5,1 5,1	5,1 5,1	5,1 5,1
	c)	××	×—×××	×	×	0—×

1) Puriss., ex ovo (MERCK).
2) Aus Hefe.
3) Der Stickstoffgehalt zu 10 % angenommen.
4) Der Stickstoffgehalt zu 18 % angenommen.
5) Am Ende des Versuches beinahe alles Legumin gespalten.

Tab. 27. Wachstum einiger Mykorrhizenpilze auf organischen Stickstoffverbindungen als einzige C- und N-Quelle. Mit Phosphatiden. a) Wachstum (0—x = Trockengewicht kleiner als 1 mg); b) p_H zu Beginn und am Ende des Versuches. Phosphatpuffer. S. 32.

	Boletus variegatus	*M. R. silvestris β*	*M. R. silvestris γ*	*M. R. Abietis*	Kontrolle ohne Pilz
Asparagin 0,5 % a)	0—×	0—×	0—×	0—×	—
b)	5,0 5,1	5,0 5,1	5,0 5,0	5,0 5,0	5,0 5,0
Hefenukleinsäure a)	2 mg	0—×	0—×	0—×	—
0,5 % b)	5,0 5,1	5,0 5,1	5,0 —	5,0 —	5,0 5,0
Pepton 0,5 % a)	0—×	0—×	—	0—×	—
b)	5,1 —	5,1 —	—	5,1 —	5,1 5,1

Tab. 28. Wachstum von *Rhizoctonia silvestris* auf verschiedenen Stickstoffquellen (Glukose C-Quelle = Tabelle 26). Mit Phosphatiden. Stickstoffmenge 0,05 v. H. NH_4Cl entsprechend. Versuchszeit 3 Wochen. S. 37.

N-Quelle	p_H		Reaktion Nessler am Ende des Versuches	Trockengewicht[1]) (Durchschn.) mg
	Anfangs	Am Ende des Versuches		
Ammoniumchlorid	5,0	3,0	0	82
Ammoniumphosphat	5,0	3,0	0	83
Kaliumnitrat	5,0	5,7	0	56
Harnstoff	5,7	5,5	×	71
Guaninhydrochlorid	4,9	5,0	0	60
Glykokoll	4,9	4,5	0—×	34
Asparagin	4,9	5,1	0	93
Leucin	5,0	4,3	0—×	28
Tyrosin	5,0	4,7	0	83
Hippursäure	5,0	5,1	0—×	35
Hefenukleinsäure	4,9	4,6	0	76
Pepton	5,0	4,7	0	100
Casein	5,0	5,1	0	86

Tab. 29. Wachstum von *Rhizoctonia silvestris* auf organischen Stickstoffverbindungen als einzige C- und N-Quelle. Mit Phosphatiden. Phosphatpuffer. S. 37.

C- und N-Quelle	p_H		Reaktion Nessler	Trockengewicht[1]) (Durchschn.)
	Anfangs	Am Ende des Versuches		
Asparagin 05 %	5,0	7,5	×××	28
Hefenukleinsäure 0,5 %	5,0	5,5	××	< 1
Pepton 0,5 %	5,1	6,0	×××	22

1) Die Zahlen relativ.

Tab. 30. Aktivität von proteolytischen Enzymen (7 Tage). S. 39.

Versuch	Alter der Enzymendispersion	Menge NaOH [1]			Gebildete Menge NH_2 in 5 ccm Substrat	Gesamtmenge aus 10 ccm 5%iger Eiweißlösung
		Anfangs	Nach 7 Tagen	Differenz		
	Tage	ccm	ccm	ccm	mg	mg
Boletus luteus	11	3,87 ± 0,02	5,83 ± 0,03	1,96	3,00	15,00
„ *variegatus*	26	6,05 ± 0,03	7,09 ± 0,03	1,04	1,59	7,95
„ *elegans*	22	4,68 ± 0,02	6,25 ± 0,08	1,57	2,35	11,75
Amanita muscaria	3	6,19 ± 0,05	7,32 ± 0,06	1,13	1,23	6,15
Lactarius deliciosus	23	6,05 ± 0,03	6,80 ± 0,03	0,75	1,15	5,75
Russula rubra	15	6,06 ± 0,03	8,37 ± 0,07	2,31	3,53	17,65

Tab. 31. Aktivität von Nuklease (7 Tage). S. 40.

Versuch	Alter der Enzymendispersion	Menge $Mg_2P_2O_7$			Gebildete Menge P_2O_5 in 5 ccm Substrat	Gesamtmenge P_2O_5 aus 10 ccm 2%igem nukleinsaurem Natrium
		Anfangs	Nach 7 Tagen	Differenz		
	Tage	mg	mg	mg	mg	mg
Boletus luteus	24	78,8 ± 0,1	89,9 [2])	11,1	7,08	35,4
„ *variegatus*	39	78,8 ± 0,1	89,8 [2])	11,0	7,02	35,1
„ *elegans*	21	78,8 ± 0,1	84,6 ± 0,3	5,8	3,9	19,5
Amanita muscaria	17	78,8 ± 0,1	83,3 ± 0,3	4,5	2.93	14,65
Lactarius deliciosus	25	78,8 ± 0,1	87,1 ± 0,9	8,3	5,2	26,0
Russula rubra	17	78,8 ± 0,1	81,5 ± 0,7	2,7	1,7	8,5

Tab. 32. Desamidation von Purinbasen in den Versuchen mit Nukleinsäure. S. 41.

Versuch	NH_3 in 5 ccm Substrat	Gesamtmenge NH_3 aus 10 ccm 2%igem nukleinsaurem Natrium
	mg	mg
Boletus luteus	0,58	2,90
„ *variegatus*	0,27	1,35
„ *elegans*	0,08	0,40
Amanita muscaria	0,44	2,20
Lactarius deliciosus	0,59	2,95
Russula rubra	0,92	4,60

1) Die Normalität der gebrauchten Lauge = 0,09557 n; 1 ccm davon entspricht 1,53 mg NH_2.

2) Der eine von den zwei Versuchen vergiftet.

Tab. 33. Aktivität von Urease (7 Tage). S. 41.

Versuch	Alter der Enzymdispersion Tage	Menge NaOH [1]) ccm	Gebildete Menge NH_3 in 10 ccm Substrat mg	Gesamtmenge NH_3 aus 10 ccm 2 %iger Harnstofflösung mg
Boletus luteus	34	8,79 ± 0,31	0,99	2,48
„ *variegatus* . .	49	9,09 ± 0,0	0,50	1,25
„ *elegans* . . .	33	9,15 ± 0,03	0,41	1,03
Amanita muscaria . .	26	9,09 ± 0,01	0,50	1,25
Lactarius deliciosus . .	34	9,03 ± 0,02	0,62	1,55
Russula rubra	26	8,57 ± 0,05	1,34	3,35
Kontr. ohne Enzymendispersion	—		0,0	0,0

Tab. 34. Aktivität von Desamidase (7 Tage). S. 41.

Versuch	Alter der Enzymdispersion Tage	Menge NaOH [2]) ccm	Gebildete Menge NH_3 in 10 ccm Substrat mg	Gesamtmenge NH_3 aus 10 ccm 2 %iger Asparaginlösung mg
Boletus luteus	60	4,79 ± 0,03	0,28	0,60
„ *variegatus* . .	75	4,77 ± 0,03	0,31	0,78
„ *elegans* . . .	59	4,80 ± 0,01	0,26	0,65
Amanita muscaria . .	52	4,70 ± 0,09	0,42	1,05
Lactarius deliciosus . .	60	4,64 ± 0,04	0,52	1,30
Russula rubra	52	4,50 ± 0,03	0,75	1,88
Kontr. ohne Enzymendispersion	—		0	0

1) Die Normalität der Säure: 10 ccm HCl = 9,40 ± 0,05 NaOH.
2) Die Normalität der Säure: 5 ccm HCl = 4,96 ± 0,01 ccm NaOH.

Tab. 35. Die Genauigkeit der mikrogasvolymetrischen Stickstoffanalysen. S. 51.

Nr.	Pflanze	Totales Trockengewicht g	Eingewogene Substanz mg	N ccm	Barometerstand mm/Hg	Temperatur °C	N gefunden %	Totaler N-Gehalt mg	Durchschnittswert mg
1.	*Pinus silvestris*	0,0798	16,584	0,121	755	23	0,84	0,670	0,674 ± 0,004
			18,501	0,138	755	23	0,85	0,678	
2.	„	0,1780	13,984	0,451	744	18	3,70	6,586	6,515 ± 0,071
			16,265	0,515	746,5	20	3,62	6,444	
3.	*Picea Abies*	0,1171	17,607	0,107	757,5	18	0,71	0,831	0,820 ± 0,012
			16,985	0,101	756	20	0,69	0,808	
3.	„	0,1131	16,197	0,361	761,5	22	2,58	2,918	2,918 ± 0,000
			16,795	0,373	761,5	21	2,58	2,918	

Tab. 36. Stickstoffgehalt analysierter Pflanzen von *Pinus silvestris*, *P. montana* und *Picea Abies*. Aus Reinkulturen auf verschiedenen N-Quellen. S. 52.

Versuch	Alter der Pflanze[1]	Stickstoffquelle	Gewicht der Pflanze nach Trocknung bei 100° C g	N-Gehalt %	Gesamtmenge Stickstoff mg	Bemerkungen
1. *Pinus silvestris*	3	Ohne N	0,0563	0,85	0,48	
2. „ „	$2^1/_2$	„ „	0,0798	0,85	0,67	
3. „ „	2	„ „	0,0282	2,23	0,57	
4. „ „	3	KNO_3	0,1645	1,66	2,73	Fig. 20
5. „ „	$2^1/_2$	NH_4Cl	0,1765	2,86	5,05	Fig. 32
6. „ „	$2^1/_2$	„	0,0740	2,42	1,79	Pflanze abnorm entwickelt
7. „ „	3	Asparagin	0,1780	3,66	6,52	Fig. 21
8. „ „	3	„ [2]	0,2680	3,00	8,04	
9. „ „	3	Nukleinsäure	0,2268	1,27	2,88	Fig. 37
10. „ „ Samen[3]	—	—	0,00616	5,79	0,36	
11. *Pinus montana*	$2^1/_2$	Ohne N	0,0864	0,73	0,63	
12. „ „	$2^1/_2$	„ „	0,1126	0,75	0,84	
13. „ „	$2^1/_2$	„ „	0,0761	1,26	0,96	
14. „ „ Samen[3]	—	—	0,02076	5,45	0,38	
15. *Picea Abies*	3	Ohne N	0,1171	0,70	0,82	Fig. 18
16. „ „	3	KNO_3	0,0782	3,12	2,44	Fig. 19, rechts
17. „ „	3	„	0,0419	2,67	1,12	Fig. 19, links
18. „ „	$2^1/_2$	NH_4Cl	0,1719	2,82	4,85	Fig. 34
19. „ „	$2^1/_2$	„	0,1624	2,69	4,37	
20. „ „	3	Nukleinsäure	0,1322	1,51	2,0	Fig. 39
21. „ „	3	„	0,0943	1,65	1,56	
22. „ „	3	Pepton	0,1356	2,38	3,23	Fig. 22
23. „ „ Samen[3]	—	—	0,01922	3,44	0,22	

1) Anzahl von Vegetationsperioden.

2) Der Sand mit NH_3-bildenden Bakterien fremdinfiziert (Reaktion mit NESSLER positiv, mit Diphenylamin-Schwefelsäure negativ; die Versuche mit WINOGRADSKYS Nährlösung fielen negativ aus).

3) Durchschnittszahl dreier Samen von mittlerer Größe.

Tab. 37. Die Wasserstoffionenkonzentrationen der Versuche mit *Pinus silvestris*, *P. montana* und *Picea Abies* und deren Verschiebung im Laufe der Versuche. S. 62, 88.

Pflanze	N-Quelle	Alter der Pflanze (in Vegetationsperioden)	Ohne Mykorrhiza		Mit Mykorrhizapilz	
			Anfangs	Am Ende des Versuches p_H	Anfangs	Am Ende des Versuches p_H
Pinus silvestris	Ohne N	$2^1/_2$	4,2	4,9	4,2	4,9—5,0
do.	„ „	3	4,2	5,1	4,2	5,3—5,7
„	Kaliumnitrat	3	4,3	6,0	—	—
„	Ammoniumchlorid	$2^1/_2$	4,3	4,6	4,3	4,5
„	Asparagin	3	4,6	5,7	—	—
„	Nukleinsäure	3	3,4	4,7	3,4	5,0—5,1
„	„	$3^1/_2$	3,4	5,1	3.4	5,1
„	Pepton	3	—	—	5,4	6,0
Pinus montana	Ohne N	$2^1/_2$	4,2	5,0—5,1	4,2	5,2
do.	„ „	3	4,2	5,1	4,2	5,1
Picea Abies	„ „	3	4,2	5,6	4,2	5,7
do.	Kaliumnitrat	3	4,3	5,4	—	—
„	Ammoniumchlorid	$2^1/_2$	4,3	3,8	4,3	4,4—4,5
„	„	3	4,3	3,8	—	—
„	Nukleinsäure	3	3,4	4,7	3,4	5,1
„	Pepton	3	5,4	5,7	5,4	5,9

Tab. 38. Die Nadellänge der in Reinkultur auf stickstoffreiem Substrat gezogenen Pflanzen. S. 52, 69.

Versuch	Anzahl von Pflanzen	Alter in Vegetationsperioden	Länge des Epikotyls mm	Nadellänge im 2:en Jahre mm	Nadellänge im 3:en[1]) Jahre mm
A. *Pinus silvestris:*					
1. Ohne Pilz	6	$2^1/_2$—3	21,5 ± 6,8	49,6 ± 7,8	13,5 ± 1,5
2. Mit *M. K. silvestris α*	4	„	30,3 ± 7,3	40,5 ± 3,0	22,0 ± 3,2
3. Mit *M. R. silvestris β*	5	„	23,8 ± 5,0	46,3 ± 4,4	18,3 ± 1,8
4. Mit *M. R. silvestris γ*	5	„	19,0 ± 4,0	41,4 ± 16,3	19,8 ± 5,7
5. Mit *Boletus luteus* . .	4	„	30,3 ± 10,8	46,5 ± 9,5	15,5 ± 2,1
B. *Pinus montana:*					
1. Ohne Pilz	4	„	38,8 ± 7,0	38,8 ± 1,1	30,2 ± 2,3
2. Mit *Boletus luteus* . .	4	„	33,3 ± 5,8	52,9 ± 11,1	28,4 ± 2,3
C. *Picea Abies:*					
1. Ohne Pilz	2	3	—	9,7 ± 0,4	9,7 ± 0,4
2. Mit *M. R. Abietis* . .	2	3	—	7,5 ± 1,5	5,6 ± 1,2

[1]) Die dreijährigen Pflanzen.

Tab. 39. Stickstoffgehalt einiger zwei- bis dreijähriger Pflanzen von *Pinus silvestris*, *P. montana*, *Picea Abies* und *Larix europaea* aus Reinkulturen auf stickstoffreiem Substrat. Mikrogasvolymetrische Bestimmungen nach DUMAS und PREGL. S. 52, 69.

Pflanze	Alter der Pflanze (Vegetationsperioden)	Mit oder ohne Mykorrhizapilz	Gewicht der Pflanze nach Trocknung bei 100° C	Stickstoffgehalt %	Gesamtmenge Stickstoff mg	Bemerkungen
1. *Pinus silvestris* . .	3	Ohne Pilz	0,0563	0,85	0,48	
2. „ „ . .	$2^1/_2$	„ „	0,0798	0,85	0,67	
3. „ „ . .	2	„ „	0,0282	2,02	0,57	MELIN 1923a, Fig. 30.
4. „ „ . .	$2^1/_2$	*M. R. silvestris α*	0,0745	0,61	0,45	
5. „ „ . .	$2^1/_2$	„ „ „ „	0,0507	0,69	0,35	
6. „ „ . .	$3^1/_2$	*M. R. silvestris β*	0,0618	0,68	0,39	
7. „ „ . .	$2^1/_2$	„ „ „ „	0,0682	0,61	0,42	
8. „ „ . .	2	„ „ „ „	0,0321	2,83	0,91	
9. „ „ . .	3	*M. R. silvestris γ*	0,0656	0,94	0,62	Fig. 29.
10. „ „ . .	2	„ „ „ „	0,0333	2,94	0,98	
11. „ „ . .	$2^1/_2$	*Boletus luteus*	0,1545	0,60	0,93	
12. „ „ . .	$2^1/_2$	„ „	0,0477	0,72	0,34	
13. *Pinus montana* . .	$2^1/_2$	Ohne Pilz	0,0864	0,73	0,63	
14. „ „ . .	$2^1/_2$	„ „	0,1126	0,75	0,84	
15. „ „ . .	$2^1/_2$	„ „	0,0761	1,26	0,96	
16. „ „ . .	$2^1/_2$	*Boletus luteus*	0,0511	0,73	0,37	
17. „ „ . .	$2^1/_2$	„ „	0,0977	0,71	0,69	
18. *Picea Abies* . . .	3	Ohne Pilz	0,1171	0,70	0,82	
19. „ „ . . .	3	„ „	0,0657	0,54	0,35	
20. „ „ . . .	3	*M. R. Abietis*	0,0565	0,60	0,34	
21. „ „ . . .	3	„ „ „	0,0322	0,74	0,24	
22. *Larix europaea* . .	2	Ohne Pilz	0,0313	0,86	0,27	
23. „ „ . .	2	*Boletus elegans*	0,0437	0,81	0,35	

Tab. 40. Die Nadellänge der in Reinkulturen auf anorganischen und organischen Stickstoffverbindungen gezogenen Pflanzen. Mit und ohne Mykorrhizenpilze. S. 54, 76.

Versuch	Anzahl von Pflanzen	Alter in Vegetationsperioden	Länge des epikotylen Stammteiles mm	Nadellänge im 2:en Jahre mm	Nadellänge im 3:en Jahre mm
Pinus silvestris.					
A. Kaliumnitrat:					
Ohne Pilz	2	3	48	37,6 ± 8,3	42,3 ± 8,0
B. Ammoniumchlorid:					
Ohne Pilz	2	2½	45	95,5 ± 29,9	—
Mit *Boletus luteus* . . .	2	2	11,5	67,7 ± 4,7	—
Mit *M. R. silvestris* γ .	2	2½	46	83,7 ± 9,7	—
C. Asparagin:					
Ohne Pilz	2	3	45	—	74,6 ± 7,4
D. Nukleinsäure:					
Ohne Pilz	1	3	52	—	57,5 ± 12,6
„ „	1	3½	88	—	65,8 ± 11,6
Mit *M. R. silvestris* α .	2	3	54	—	95,1 ± 18,7
Mit *M. R. silvestris* β .	2	3	60	—	79,2 ± 7,4
Mit *M. R. silvestris* γ .	1	3½	90	—	90,4 ± 5,1
E. Pepton:					
Mit *M. R. silvestris* β .	2	3	36	—	88,3 ± 10,3
Mit *M. R. silvestris* γ .	2	3	37	—	83,8 ± 13,5
Picea Abies.					
A. Kaliumnitrat:					
Ohne Pilz	2	3	46	8,0 ± 0,8	14,6 ± 1,2
B. Ammoniumchlorid:					
Ohne Pilz	2[1])	2½	85	12,6 ± 0,6	15,8 ± 0,9
„ „	2[1])	3	89,5	14,1 ± 0,8	20,3 ± 0,1
Mit *M. R. Abietis* . . .	2	2	50	14,8 ± 2,0	—
„ „ „ „ . . .	2	2½	75	12,3 ± 0,5	21,5 ± 2,2
C. Nukleinsäure:					
Ohne Pilz	2	3	48,5	9,5 ± 1,5	15,1 ± 1,1
Mit *M. R. Abietis* . . .	2	3	50	9,7 ± 0,1	16,8 ± 2,6
D. Pepton:					
Ohne Pilz	1[1])	3	27	8,0 ± 1,2	10,8 ± 1,3
M. R. Abietis	2	3	48,5	9,5 ± 1,2	14,2 ± 0,5

[1]) Pflanzen mehr oder weniger stark verzweigt.

Tab. 41. Stickstoffgehalt zwei- bis dreijähriger Pflanzen von *Pinus silvestris* und *Picea Abies* aus Reinkulturen auf anorganischen und organischen N-Verbindungen. (Mikrogasvolymetrische Bestimmungen nach DUMAS und PREGL). S. 54, 76.

Versuch	N-Quelle	Alter der Pflanze	Mit oder ohne Mykorrhizapilz	Gewicht der Pflanze nach Trocknung bei 100° C	Stickstoffgehalt %	Gesamtmenge Stickstoff mg	Bemerkungen
Pinus silvestris							
	KNO_3	3	Ohne Pilz	0,1645	1,66	2,73	Fig. 20
	NH_4Cl	$2^1/_2$	„ „	0,1765	2,86	5,05	Fig. 32
	„	$2^1/_2$	„ „	0,0740	2,42	1,79	Pflanze abnorm entwickelt
	„	2	*Boletus luteus*	0,0578	2,99	1,73	
	„	$2^1/_2$	*M. R. silvestris* γ	0,1432	2,73	3,91	Fig. 33
	Asparagin	3	Ohne Pilz	0,1780	3,66	6,52	Fig. 21
	Nukleinsäure	3	„ „	0,2268	1,27	2,88	Fig. 37
	„	3	*M. R. silvestris* α	0,2750	3,25	8,94	
	„	3	„ „ „ β	0,1490	2,56	3,81	Fig. 38
	„	$3^1/_2$	„ „ „ γ	0,2010	1,62	3,26	
	Pepton	3	„ „ „ β	0,1246	2,73	3,40	Fig. 41
	„	3	„ „ „ γ	0,1620	2,49	4,03	Fig. 42
Picea Abies							
	KNO_3	3	Ohne Pilz	0,0782	3,12	2,44	Fig. 19, rechts
	„	3	„ „	0,0419	2,67	1,12	Fig. 19, links
	NH_4Cl	$2^1/_2$	„ „	0,1719	2,82	4,85	Fig. 34
	„	$2^1/_2$	„ „	0,1624	2,69	4,37	
	„	2	*M. R. Abietis*	0,0739	3,13	2,31	Fig. 35, rechts
	„	2	„ „ „	0,0531	2,86	1,52	Fig. 35, links
	„	$2^1/_2$	„ „ „	0,1131	2,58	2,92	Fig. 36
	Nukleinsäure	3	Ohne Pilz	0,1322	1,51	2,0	
	„	3	„ „	0,0943	1,65	1,56	Fig. 39
	„	3	*M. R. Abietis*	0,1170	1,86	2,18	Fig. 40
	Pepton	3	Ohne Pilz	0,1356	2,38	3,23	Fig. 22
	„	3	*M. R. Abietis*	0,1632	2,23	3,64	

Tab. 42. Reaktion mit NESSLERS Reagens in den Versuchen auf Nukleinsäure und Pepton als N-Quelle. S. 84.

Versuch mit	N-Quelle	Mit oder ohne Mykorrhizapilz	Reaktion NESSLER am Ende des Versuches
Pinus silvestris	Nukleinsäure	Ohne Pilz	0
„ „	„	*M. R. silvestris* α	×
„ „	„	„ „ „ β	0 – ×
„ „	„	„ „ „ γ	×
„ „	Pepton	„ „ „ β	× ×
„ „	„	„ „ „ γ	× ×
Picea Abies	Nukleinsäure	Ohne Pilz	0
„ „	„	*M. R. Abietis*	×
„ „	Pepton	Ohne Pilz	0
„ „	„	*M. R. Abietis*	× ×

Tab. 43. Aschengehalt von *Pinus silvestris*, *P. montana* und *Picea Abies* aus Reinkulturen. Mikrobestimmungen nach PREGL. S. 86.

Versuch	N-Quelle	Alter der Pflanze	Mit oder ohne Mykorrhizapilz	Aschengehalt %	Gesamtmenge von Asche mg
Pinus silvestris . .	Ohne N	3	Ohne Pilz	5,36	3,02
„ „ . .	„ „	2½	„ „	3,06	2,44
„ „ . .	„ „	2½	*M. R. silvestris* α	6,12	4,56
„ „ . .	„ „	2½	„ „ „ „	4,04	2,05
„ „ . .	„ „	2½	„ „ „ β	4,77	3,25
„ „ . .	„ „	2½	„ „ „ γ	6,23	4,09
„ „ . .	„ „	2½	*Boletus luteus*	3,83	5,92
„ „ . .	„ „	2½	„ „	3,96	1,89
„ „ . .	KNO_3	3	Ohne Pilz	5,48	9,01
„ „ . .	NH_4Cl	2½	„ „	5,40	9,53
„ „ . .	„	2½	„ „	2,87	2,12
„ „ . .	„	2½	*M. R. silvestris* γ	3,66	5,24
„ „ . .	Nukleinsäure	3	Ohne Pilz	5,12	11,61
„ „ . .	„	3½	*M. R. silvestris* γ	3,66	7,36
„ „ . .	„	3	„ „ „ β	3,55	5,29
„ „ . .	Pepton	3	„ „ „ β	3,37	4,20
„ „ . .	„	3	„ „ „ γ	4,33	7,01
„ „ . .	—	Samen[1])	—	8,13	0,50
Pinus montana . .	Ohne N	2½	Ohne Pilz	3,32	2,53
„ „ . .	„ „	2½	„ „	7,66	6,62
„ „ . .	„ „	2½	„ „	4,64	5,22
„ „ . .	„ „	2½	*Boletus luteus*	7,87	4,02
„ „ . .	„ „	2½	„ „	7,09	6,93
„ „ . .	„ „	Samen[1])	—	4,60	0,32
Picea Abies	KNO_3	3	Ohne Pilz	7,28	5,69
„ „	„	3	„ „	5,71	2,39
„ „	NH_4Cl	2½	„ „	3,21	5,52
„ „	„	2½	„ „	3,87	6,28
„ „	„	2½	*M. R. Abietis*	4,14	4,68
„ „	Nukleinsäure	3	Ohne Pilz	5,81	7,68
„ „	„	3	„ „	4,78	4,51
„ „	„	3	*M. R. Abietis*	3,73	4,36
„ „	—	Samen[1])	—	4,54	0,27

1) Durchschnittszahl von drei Samen mittlerer Größe.

Tab. 44. Entwicklung der Wurzeln von Pflanzen, die in Reinkultur auf verschiedenen Stickstoffquellen gezogen sind. S. 59, 86.

Versuch mit	N-Quelle	Alter der Pflanze in Vegetationsperioden	Ohne Mykorrhizapilz			Mit Mykorrhizapilz		
			Anzahl von Triebwurzeln	Länge der Triebwurzeln mm	Gesamtlänge der Wurzeln mm	Anzahl von Triebwurzeln	Länge der Triebwurzeln mm	Gesamtlänge der Wurzeln mm
Pinus silvestris	Ohne N	3	17 —	943 —	1786 —	— —	550 800	1540 1500
„ „	Ammoniumchlorid	$2^1/_2$	9 5	230 100	540 200	11 —	290 —	800 —
„ „	Nukleinsäure	$3^1/_2$	43	2030	4460	13	490	1240
Picea Abies . .	Ohne N	3	—	720	1940	—	—	—
„ „ . .	Ammoniumchlorid	$2^1/_2$	14 7	220 210	500 610	11 —	350 —	570 —
„ „ . .	Nukleinsäure	3	18	1440	2370	11	420	860

Tab. 45. N-Gehalt von Pflanzen von *Pinus silvestris* und *Picea Abies*, welche von Mykorrhizapilzen parasitisch angegriffen sind. Mikrogasvolumetrische Bestimmungen nach DUMAS und PREGL. S. 93.

Versuch mit	Alter der Pflanze in Vegetationsperioden	N-Quelle	Mykorrhizapilz	Das Gewicht der Pflanze nach Trocknung bei 100° C g	N-Gehalt %	Gesamtmenge N mg	Bemerkungen
Pinus silvestris	3	Nukleinsäure	*M. R. silvestris γ*	0,0541	2,85	1,54	Fig. 45
Picea Abies . .	3	Pepton	*M. R. Abietis*	0,0505	2,40	1,21	Fig. 48

Literaturverzeichnis.

Abderhalden, E., und Rona, P., Die Zusammensetzung des „Eiweiß" von *Aspergillus niger* bei verschiedener Stickstoffquelle. — Zeitschr. f. phys. Chemie, 46, 1905.

Arrhenius, O., Ökologische Studien in den Stockholmer Schären. — Stockholm 1920.

Ders., Bodenreaktion und Pflanzenleben mit spezieller Berücksichtigung des Kalkbedarfs für die Pflanzenproduktion. — Leipzig 1922.

Barnett, G. D., and Barnett, C. W., Colorimetric determination of hydrogenionconcentration by means of a doublewedge comparator. — Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. 1920.

Barthel, C., A review of the present problems and methods of agricultural bacteriology. — Works published by Knut und Alice Wallenberg Foundation I, Stockholm 1923.

Bedrchan, T. A., Über die Mycorhiza der Buche. — Allg. Forst- u. Jagdzeit. 1923.

Bernard, N., L'évolution dans la symbiose. Les Orchidées et leurs champignons commensaux. — Ann. Sci. Nat., Bot., 9, 1909.

Borquelot, E., et Hérissey, H., Recherche et présence d'un ferment soluble protéo-hydrolytique dans les champignons. — C. R. Acad. Sci. Paris, 127, 1898.

Brenner, W., Über die Reaktion finnländischer Böden. — Kom. Finl. Agrogeol. Medd., 19, Helsingfors 1924.

Burgeff, H., Die Wurzelpilze der Orchideen. Ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze. — Jena 1909.

Ders., Die Anzucht tropischer Orchideen aus Samen. Neue Methoden auf der Grundlage des symbiotischen Verhältnisses von Pflanze und Wurzelpilz. — Jena 1911.

Cleveland, T., Forests as gatherers of nitrogen. — Science, N. S., 31, 1910.

Czapek, F., Zur Lehre von den Wurzelausscheidungen. — Jahrb. f. wiss. Bot., 29, 1896.

Ders., Untersuchungen über die Stickstoffgewinnung und Eiweißbildung der Schimmelpilze. — Beitr. chem. Physiol. u. Path., 1—3, 1901—1902.

Ders., Biochemie der Pflanzen, II. Auflage, 2. — Jena 1920.

Delezenne, C., et Mouton, H., Sur la présence d'une kinase dans quelques champignons basidiomycètes. — C. R. Acad. Sci. Paris, 136, 1903.

Ders., Sur la présence d'une érepsine dans les champignons basidiomycètes. — Ibidem.

Dittrich, G., Über Auftreten und Wachstumsbedingungen von höheren Pilzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 41, 1923.

Ducomet, Contribution à l'étude de la maladie du Châtaignier. — Ann. École Nat. Agric. de Rennes, 3, 1909.

Duggar, B. M., and Davis, A. R., Studies in the physiology of the fungi I, Nitrogen fixation. — Ann. Mo. Bot. Gard., 3, 1916.

Elenkin, A. A., Die Symbiose vom Gesichtspunkt des beweglichen Gleichgewichtes der zusammenlebenden Organismen betrachtet. — Jahrb. f. Pflanzenkrankh., 1, 1907.

Falck, R., Wachstumsgesetze, Wachstumsfaktoren und Temperaturwerte der holzzerstörenden Mycelien. — Möllers Hausschwammforschungen, 1. Jena 1907.

Ders., Erweiterte Denkschrift über die Bedeutung der Fadenpilze für die Nutzbarmachung der Abfallstoffe zur Baumernährung im Walde und über die Möglichkeit einer nachträglichen pilzlichen Aufschließung des Trockentorfs. — Mykol. Unters. u. Ber., 2, Cassel 1923.

Frank, B., Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 3, 1885.

Ders., Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorhiza. — Ibidem, 6, 1888.

Ders., (*a*), Die Ernährung der Kiefer durch ihre Mykorrhiza-Pilze. — Ibidem, 10, 1892.

Ders., (*b*), Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft, I. — Leipzig 1892.

Ders., Die Bedeutung der Mycorhiza-Pilze für die gemeine Kiefer. — Forstwiss. Centralbl., 16, 1894.

Fröhlich, H., Stickstoffbindung durch einige auf abgestorbenen Pflanzen häufige Hyphomyceten. — Jahrb. f. wiss. Bot., 45, 1908.

Fuchs, J., Über die Beziehungen von Agaricineen und anderen humusbewohnenden Pilzen zur Mycorhizenbildung der Waldbäume. — Bibl. Bot., 18, 1911.

Gibelli, G., Nuovi studi sulla malattia del castagno detta dell' inchiostro. — Bologna 1883.

Goris, A., et Costy, P., Uréase et urée chez les champignons. — C. R. Acad. Sci. Paris, 175, 1922.

Groenewege, J., Die Nitrosoindolreaktion. — Bull. d. Jard. Bot. Buitenzorg, Sér. III, 2, 1920.

Hagem, O., Untersuchungen über norwegische Mucorineen II. — Vidensk.-Selsk. Skrift. I, Mat.-Nat. Kl., 17, 1910.

Hammarlund, C., *Boletus elegans* Schum. und *Larix*-Mykorrhiza. — Bot. Not. 1923.

Hansteen Cranner, B., Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. — Meld. fr. Norges Landbrukshøiskole, 2, 1922.

Hesselink, E., Der Einfluß von *Pinus montana* auf *Pinus silvestris*. — Mededeel. v. h. Rijksboschbouwproefstation, 1, 1924.

Hesselman, H., Om mykorrhizabildningar hos arktiska växter. — Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl., 26, 1900.

Ders., (*a*), Studier över salpeterbildningen i naturliga jordmåner och dess betydelse i växtekologiskt avseende. — Meddel. fr. Stat. Skogsförs.-anst., 13—14, Stockholm 1917.

Hesselman, H., (*b*), Om våra skogsföryngringsåtgärders inverkan på salpeterbildningen i marken och dess betydelse för barrskogens föryngring. — Ibidem.

Ders., (*c*), Studier över de norrländska tallhedarnas föryngringsvillkor II. — Ibidem.

Hiltner, L., Ueber die Ursachen, welche die Größe, Zahl, Stellung und Wirkung der Wurzelknöllchen der Leguminosen bedingen. — Arb. d. Biol. Abt. f. Land- u. Forstwirtsch. a. Kaiserl. Ges.-Amt, 1, 1900.

Ders., und Störmer, K., Neue Untersuchungen über die Wurzelknöllchen der Leguminosen und deren Erreger. — Ibidem, 3, 1903.

Hoagland, D. R., The relation of the plant to the reaction of the nutrient solution. — Science, 48, 1918.

Ders., Relation of the concentration and reaction of the nutrient medium to the growth and absorption of the plant. — Journ. of Agricult. Research, 18, 1919.

Hutchinson, H. B., and Miller, N. H. J., The direct assimilation of inorganic and organic forms of nitrogen by higher plants. — Centralbl. f. Bakt., Abt. II, 30, 1911.

Jodidi, S. L., Organic nitrogenous compounds in peat soils. — Journ. Amer. Chem. Soc., 32 : 1, 1910.

Kikkoji, T., Über das Vorkommen von einem Nucleinsäure spaltenden Fermente in *Cortinellus Edodes*. — Zeitschr. f. physiol. Chem., 51, 1907.

Kruse, W., Allgemeine Mikrobiologie. — Leipzig 1910.

Lange, J. E., Studies in the Agarics of Denmark V. — Dansk. Bot. Ark., 4, 1923.

Lepeschin, W., The influence of vitamins upon the development of yeasts and molds. Contribution to the bios problem. — Amer. Journ. of. Bot., 11, 1924.

Lutz, M. L., Recherches sur la nutrition des végétaux a l'aide de substances azotées de nature organique. — Ann. Sc. Nat., Sér. 8, T. 7, 1898.

Lövgren, S., Studien über die Urease. — Biochem. Zeitschr., 119, 1921.

Ders., Eine Methode zur analytischen Bestimmung von Ammoniumsalzen. — Zeitschr. f. anal. Chem., 64, 1924.

McDougall, W. B., Symbiosis in a deciduous forest I. — Bot. Gaz., 73, 1922.

Mangin, L., Introduction a l'étude des mycorrhizes des arbres forestiers. — Nouv. Arch. du Muséum d'Hist. Nat. Paris, Sér. 5, 2, 1910.

Melin, E., Studier över de norrländska myrmarkernas vegetation. — Inaug.-Diss. Upsala 1917.

Ders., Über die Mykorrhizenpilze von *Pinus silvestris* und *Picea Abies*. — Svensk Bot. Tidskr., 15, 1921.

Ders., Untersuchungen über die *Larix*-Mykorrhiza I. Synthese der Mykorrhiza in Reinkultur. — Ibidem, 16, 1922.

Ders., (*a*), Experimentelle Untersuchungen über die Konstitution und Ökologie der Mykorrhizen von *Pinus silvestris* und *Picea Abies*. — Mykol. Untersuch. u. Ber. von R. Falck, 2, Cassel 1923.

Ders., (*b*), Experimentelle Untersuchungen über die Birken- und Espenmykorrhizen und ihre Pilzsymbionten. — Svensk Bot. Tidskr., 17, 1923.

Ders., (*a*), Über den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf die Virulenz der Wurzelpilze von Kiefer und Fichte. — Bot. Notiser. 1924.

Ders., (*b*), Zur Kenntnis der Mykorrhizapilze von *Pinus montana*. — Ibidem.

Melin, E., (*c*), Barrträdens mykorrhizasvampar och deras betydelse för trädens trivsel. — Skogsvårdsfören. Tidskr. 1924.

Ders., (*d*), Die Phosphatide als ökologischer Faktor im Boden. — Svensk. Bot. Tidskr., 18, 1924.

Ders., Untersuchungen über die *Larix*-Mykorrhiza II. Zur weiteren Kenntnis der Pilzsymbionten. — Ibidem, 19, 1925.

Ders., und Helleberg, K., Über die Aktivität von proteolytischen und verwandten Enzymen einiger als Mykorrhizenpilze bekannten Hymenomyceten. — Biochem. Zeitschr., 157, 1925.

Meyer, A., Praktikum der botanischen Bakterienkunde. — Jena 1903.

Michael, E., Führer für Pilzfreunde, 1. — Zwickau 1918.

Mimura, S., Researches on the culture of "matsudake" (*Cortinellus Edodes*). — Extr. fr. Bull. of the Forest Exper. Station Meguro. Tokyo 1915.

Molisch, H., Mikrochemie der Pflanzen. — Jena 1921.

Möller, A., Ueber die Wurzelbildung der ein- und zweijährigen Kiefer im märkischen Sandboden. — Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwes., 34, 1902.

Ders., Untersuchungen über ein- und zweijährige Kiefern im märkischen Sandboden. — Ibidem, 35, 1903.

Ders., Karenzerscheinungen bei der Kiefer. Ein Beitrag zur wissenschaftlichen Begründung einer forstlichen Düngerlehre. — Ibidem, 36, 1904.

Ders., Mycorhizen und Stickstoffernährung. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 24, 1906.

Müller, P. E., Om bjergfyrrens forhold til rødgranen i de jydske hedekulturer. — Tidskr. f. Skovbr. 1903, Suppl. Kjøbenhavn 1903.

Ders., og Weis, Fr., Studier over skov-og hedejord. — Medd. Forstl. Forsøgsvœsen. København 1905/08.

Nobbe, Beobachtungen und Versuche über die Wurzelbildung der Nadelhölzer. — Landwirtschaftl. Versuchsstationen, 18, 1875.

Olsen, C., Studier over jordbundens brintionkoncentration. — Kjøbenhavn 1921.

Paulson, R., The fungus-root (Mycorrhiza). — Essex Naturalist, 20, 1923 (Ref. in Rev. Appl. Mycol., 3, 1924).

Peklo, J., Neue Beiträge zur Lösung des Mykorrhizaproblems. — Zeitschr. f. Gärungsphysiol., 2, 1913.

Pestana, La "maladie des Châtaigniers". Gangrène humide de la racine du Châtaignier; étude préliminaire. — Bull. Soc. Portugaise Sc. Nat., 1, 1907.

Pregl, F., Die quantitative organische Mikroanalyse. — Berlin 1917.

Prianichnikov, M., Sur l'assimilation de l'ammoniaque par les plantes supérieures. — Rev. Gén. d. Bot., 36, 1924.

Puriewitsch, K., Untersuchungen über die Eiweißsynthese bei niederen Pflanzen. — Biochem. Zeitschr., 38, 1912.

Rayner, M. C., Obligate symbiosis in *Calluna vulgaris*. — Ann. of Bot., 29, 1915.

Ders., The ecology of *Calluna vulgaris* II. The calcifuge habit. — Journ. of Ecology, 9, 1921.

Ders., Nitrogen fixation in Ericaceae. — Bot. Gaz., 73, 1922.

Rexhausen, L., Ueber die Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza für die höheren Pflanzen. — Beitr. z. Biol. d. Pflanz., 14, 1920.

Robinson, C. S., Two compounds isolated from peat soils. — Journ. Amer. Chem. Soc., 33, 1911.

Russell, E. J., The microorganisms of the soil. — London 1923.

Saida, K., Über die Assimilation freien Stickstoffs durch Schimmelpilze. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 19, 1901.

Sarauw, G. F. L., Sur les mycorrhizes des arbres forestiers et sur le sens de la symbiose des racines. — Rev. Mycol., 26, 1904.

Schreiner, O., The organic constituents of soil. — Science, 36, 1912.

Ders., and Shorey, E. C., Chemical nature of soil organic matter. — U. S. Dep. of Agr., Bur. of Soils, Bull. 74, 1910.

Shive, J. W., The influence of sand upon the concentration and reaction of a nutrient solution for plants. — Soil Science, 9, 1920.

Shorey, E. C., Some organic soil constituents. — U. S. Dep of Agr., Bur. of Soils, Bull. 88, 1913.

Stahel, G., Stickstoffbindung durch Pilze bei gleichzeitiger Ernährung mit gebundenem Stickstoff. — Jahrb. f. wiss. Bot., 49, 1911.

Stahl, E., Der Sinn der Mycorhizenbildung. Eine vergleichend-biologische Studie. — Ibidem, 34, 1900.

Söderbaum, H. G., och Barthel, C., Inverkan på växtligheten av träavfall (sågspån) i jorden. — Medd. Centralanst. f. Försöksväsend. på Jordbruksomr., 271, 1924.

Süchting, H., Der Abbau der organischen Stickstoffverbindungen des Waldhumus durch biologische Vorgänge. — Forstwiss. Centralbl., 47, 1925 (auch in Zeitschr. f. Pflanzenernähr. u. Düngung, 1, 1922).

Tamm, O., Markstudier i det nordsvenska barrskogsområdet. (Bodenstudien in der nordschwedischen Nadelwaldregion.) — Medd. fr. Stat. Skogsförs.-anst., 17, 1920.

Ternetz, C., Über die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffes durch Pilze. — Jahrb. f. wiss. Bot., 44, 1907.

Thesleff, A., Studier öfver basidsvampfloran i sydöstra Finland med hänsyn till dess sammansättning, fysiognomi, fenologi och ekologi. — Bidr. till kännedomen af Finlands Natur och Folk, 79, Helsigfors 1919.

v. Tubeuf, K., Die Haarbildungen der Coniferen. — Forstl.-Naturw. Zeitschr., 5, 1896.

Ders., Beiträge zur Mykorrhizafrage. Über die Ernährung der Waldbäume durch Mykorrhizen. — Naturw. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtsch., 1, 1903.

Waksman, S. A., Soil fungi and their activities. — Soil Science, 2, 1916.

Ders., Is there any fungus flora of the soil? — Ibidem, 3, 1917.

Ders., The importance of mold action in the soil. — Ibidem, 6, 1918.

Ders., Influence of microorganisms upon the carbon-nitrogen ratio in the soil. — Journ. of Agr. Science, 14, 1924.

Ward, H. M., Symbiosis. — Ann. of Bot., 13, 1899.

Webb, R. W., Studies in the physiology of the fungi XV. Germination of the spores of certain fungi in relation to hydrogen-ion concentration. — Ann. Mo. Bot. Gard., 8, 1921.

Weis, Fr., Undersøgelser over Jordbundens Reaktion og Nitrifikationsevne I. — Medd. fr. Dansk Skovforen. Gødningsforsøg. København 1924.

Willstätter, R., und Waldschmidt-Leitz, E., Alkalimetrische Bestimmungen von Aminosäuren und Peptiden. — Ber. Deutsch. Chem. Ges., 54, 1921.

Viljoen, J. A., and Fred, E. B., The effect of different kinds of wood and of wood pulp cellulose on plant growth. — Soil Science, 17, 1924.

Wilson, J. K., Device for growing large plants in sterile media. — Phytopathology, 10, 1920.

Vines, S. H., Proteolytic enzymes in plants. — Ann. of Bot., 17, 1903.

Wolpert, F. S., Studies in the physiology of the fungi XVII. The growth of certain wood-destroying fungi in relation to the H-ion concentration of the media. — Ann. Mo. Bot. Gard., 11, 1924.

Zeller, S. M., Studies in the physiology of the fungi II. *Lenzites saepiaria* Fries, with special reference to enzyme activity. — Ann. Mo. Bot. Gard., 3, 1916.

Ders., Schmitz, H., and Duggar, B. M., Studies in the physiology of the fungi VIII. Growth of wood-destroying fungi in liquid media. — Ibidem, 6, 1919.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.